

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

14 27 '60

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume VI - Décembre 1959 - Numéro 4

MASSON & C^{ie} ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. GARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E1 (England).
P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1960

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollars U. S. A. : **14**
 { Francs Belges : **700**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : **12.85**
 { Francs Belges : **642.50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.
d) C. C. P. Paris 599.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

LA CONSTRUCTION DU DÔME CHEZ *FORMICA RUFA* (III)

par Rémy CHAUVIN

(Laboratoire d'Éthologie, Station de Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.)

Dans un travail précédent (CHAUVIN, 1959), j'ai étudié la perturbation que l'introduction de cloisons radiales provoque dans la construction du dôme chez *Formica rufa*. Je signalais en particulier les inégalités d'amasage et d'activité de part et d'autre de ces cloisons. Ces inégalités, avais-je montré, sont bien difficiles à interpréter ; et je me demandais s'il ne vaudrait pas mieux procéder par adjonction ou enlèvement de brindilles, matériau avec lequel les Fourmis ont davantage l'habitude de travailler. Dans cette direction, j'ai effectué, de mai à octobre 1959, une série de recherches dont l'exposé va suivre. Toutes les expériences et observations se sont déroulées, comme les années précédentes, dans un petit bois situé non loin d'Épernon (Eure-et-Loir).

A. — Les modifications expérimentales du dôme et la « cyclose » de Kloft.

On sait que KLOFT (1956), en teignant les matériaux superficiels du nid d'une couleur facile à reconnaître, a pu mettre en évidence une « cyclose » à la surface de la construction. Les matériaux colorés sont d'abord recouverts de brindilles, puis, au bout d'un temps plus ou moins long, réapparaissent à la surface. D'après une série de photos prises en des zones bien déterminées du nid, j'ai pu me convaincre que cette cyclose était d'une très grande intensité : la surface du dôme subit des remaniements quasi continuels. Il existe un moyen amusant de les mettre en évidence : c'est de saisir avec précaution, pour ne pas troubler les Fourmis, quelques brindilles et d'en former des lettres en les plaçant convenablement à la surface du dôme : on voit positivement les lettres s'effacer sous les yeux (en moins d'un quart d'heure, souvent). La technique n'est pas assez précise pour mettre en évidence, s'il en existe, des différences locales dans la rapidité des remaniements à la surface de la fourmillière. Ajoutons que ces remaniements paraissent s'effectuer dans le plus grand désordre ; de fragiles échafaudages de deux ou trois brindilles s'édifient comme au hasard, puis, quelques minutes plus tard, d'autres ouvrières viennent en arracher les parties constitutives pour les transporter ailleurs.

B. — Les « bosses » et les « creux » dans la construction.

Je rappelais dans ma note précédente un fait bien connu de tous les myrmécologues : à savoir l'agitation formidable que déclenche chez *Formica rufa* l'enlèvement d'une poignée de brindilles à la surface du nid. Des flots d'ouvrières se laissent tomber dans le creux ainsi pratiqué, qui ne tarde pas à se trouver très rapidement comblé avec de longues brindilles bien différentes des matériaux de recouvrement, plus fins. On peut déposer non loin du creux la poignée de brindilles que l'on vient de lui enlever et comparer le temps que prendra le nivellement dans les deux cas. Il n'est pas du tout le même : les parties saillantes du monticule sont assez rapidement enlevées, de sorte que ses pentes s'arrondissent. Mais il faut ensuite plusieurs jours pour que toute trace de bosse disparaisse, alors que le creux voisin est depuis longtemps comblé. Il faut noter que l'obturation des trous se fait toujours par l'aval : les Fourmis déposent des brindilles de manière à former une pente dont l'angle avec l'horizontale augmente et finit par rejoindre la surface du nid. On peut conclure que *les Fourmis rousses sont bien plus sensibles aux inégalités de la surface du nid quand elles sont en creux que lorsqu'elles sont en relief.*

Ne trouvons-nous pas dans cette particularité une explication des anomalies de construction signalées dans un travail précédent ? (CHAUVIN, 1958.) Je veux parler de la tendance incoercible, semble-t-il, qui pousse les Fourmis à remplir de brindilles tous les objets creux déposés sur la fourmillière et à édifier, par exemple, de véritables tours à étages quand on dépose sur leurs nids plusieurs grands cylindres de carton concentriques.

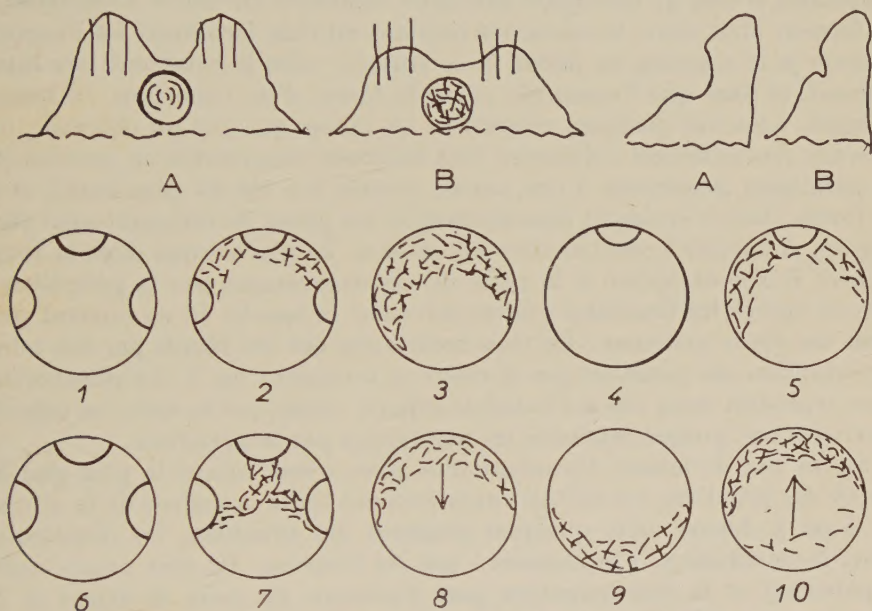
C. — Les réparations dans la construction.

J'ai pratiqué ensuite dans le dôme des destructions localisées afin de rechercher s'il n'existait point une certaine méthode dans les réparations, ou si, au contraire, elles se faisaient au hasard. Malheureusement, la suite des opérations est bien difficile à suivre, et l'on ne distingue guère les brindilles nouvellement replacées des anciennes. Les résultats sont plus nets si l'on choisit une fourmillière édifiée sur une souche coupée au ras du sol, à condition que la surface de la souche soit restée assez lisse. On peut alors enlever presque toutes les brindilles et laisser un ou plusieurs monticules disposés de diverses façons, comme le montrent les figures. Les résultats ont été particulièrement nets sur les fourmillières F et C'. Lorsqu'on laisse au centre seulement un monticule de brindilles, il ne paraît pris qu'avec difficulté comme point de départ de la reconstruction ; mais je n'ai fait que peu d'expériences dans cette direction. Lorsque les monticules ne sont laissés qu'à la périphérie, la reconstruction en part facilement ; les Fourmis les relient par des amas de brindilles qu'elles exhausseront peu à peu. La reconstruction ne progresse guère que d'un côté, correspondant en général

à la moitié du périmètre de la souche. L'autre moitié reste non modifiée pendant très longtemps parfois. Cette différence entre les deux portions peut se maintenir pendant plusieurs mois au cours des expériences successives.

Si bien que l'on peut sans doute énoncer une première conclusion : *dans beaucoup de cas le dôme le plus régulièrement arrondi peut résulter d'une répartition anisotrope du travail des bâtisseurs.*

Il se forme ainsi dans les premiers stades de la reconstruction une sorte de croissant de brindilles qui peut persister longtemps, en se renforçant.



Les figures A et B correspondent à l'obturation d'un trou vu de face et à l'aplatissement de deux bosses (de profil) ; trois baguettes plantées près de chaque bosse sont dégarnies jusqu'à la moitié (à droite). Les figures A B (à droite) montrent en coupe le mode de remplissage par l'aval. — 1, 2, 3 : trois phases de la réunion par des brindilles de trois monticules périphériques. — 4, 5 : même phénomène avec un seul monticule. — 6, 7 : la fourmilière F a réuni exceptionnellement trois monticules périphériques en passant par le centre. — 8 : un croissant de brindilles est transposé dans le sens de la flèche, ce qui donne la figure 9. En 10, reconstruction du croissant primitif à sa place initiale et destruction du croissant transposé.

Son orientation est à peu près constante pour une même fourmilière, mais varie d'une fourmilière à l'autre. Trois croissants, par exemple, étaient ouverts vers l'est-nord-est, un vers le nord-nord-ouest, l'autre vers le sud-sud-ouest ; il est vrai que les nids se trouvaient dans des biotopes bien différents, clairières ou taillis plus ou moins clairsemés.

Une curieuse expérience, réalisée sur la fourmilière F, tend à montrer que la zone de moindre activité est délibérément négligée. Cette fourmilière dépose des brindilles en croissant ouvert vers le sud-sud-ouest ;

le croissant est très net parce que construit sur une souche à la surface bien plane. Alors qu'il est pleinement constitué, je le déplace sur la souche de manière que sa concavité regarde en sens opposé vers le nord-nord-est. Quelques jours plus tard, je m'aperçois que les Fourmis ont rebâti un autre croissant qui regarde de nouveau vers le sud-sud-ouest ; le croissant déplacé par mes soins est en voie de destruction. A la fin de la semaine, il a entièrement disparu.

Signalons aussi que, partout où la disposition du nid permet de l'observer, *c'est par apport de matériaux vers la périphérie et non vers le centre que le nid s'agrandit*, si bien qu'une figure annulaire, déprimée au centre, a tendance à se former. Mais alors, la concavité médiane stimule fortement les Fourmis comme je le signalais au début de ce travail ; elles la comblent très rapidement, si bien que l'ensemble prend la forme d'un cône plus ou moins arrondi. Lors des quelques migrations en masse que j'ai pu observer, les souches nouvellement colonisées sont toujours recouvertes en partant de la périphérie (seulement d'une partie, comme il a été dit plus haut), et il se forme alors le croissant caractéristique. La phase du croissant peut être fugace, si l'activité constructrice est intense. Je n'ai vu que dans la fourmilière F une exception à la règle du commencement par la périphérie ; j'avais enlevé les brindilles qui recouvraient la souche en ne laissant que trois tas sur le pourtour : les trois monticules ont été réunis par des talus de brindilles *qui passaient par le centre* et formaient un Y. Le phénomène s'est reproduit deux fois sur la même colonie ; mais, par la suite, les mêmes ouvrières ont préféré rejoindre les monticules par la périphérie.

Si, au lieu de laisser des monticules après avoir balayé la plus grande partie des brindilles, on nettoie complètement toute la surface de la souche et si on y dépose alors quelques poignées des brindilles, les monticules ainsi reconstitués n'« intéressent » pas les Fourmis. Ils sont arasés assez rapidement et la reconstruction part d'ailleurs. *Le point de départ de la reconstruction doit être constitué par du matériel déjà « organisé » par la Fourmi.* Dans l'amas, informe pour nous, qui constitue le nid, les ouvrières savent reconnaître leur œuvre et la distinguer des imitations qu'en fait l'expérimentateur.

Conclusions et résumé.

1° Les matériaux de surface de la fourmilière sont l'objet de remaniements quasi continuels, visibles d'heure en heure.

2° Les ouvrières comblent beaucoup plus rapidement les concavités naturelles ou provoquées de la surface du dôme qu'elles n'en aplanissent les bosses.

3° Le travail n'est pas régulièrement réparti autour du dôme ; il est plus intense sur un secteur plus ou moins large de la périphérie.

4° Les Fourmis recouvrent la périphérie d'une souche avant son centre (avec la restriction n° 3 d'un travail plus intense sur une portion de la périphérie).

5° Elles paraissent distinguer leurs propres édifices des imitations qu'en fait l'expérimentateur, même avec les matériaux de leur propre nid.

BIBLIOGRAPHIE.

1958. CHAUVIN (R.). — Le comportement de construction chez *Formica rufa* (*Ins. Soc.*, **5**, 273-86).
1959. Contribution à l'étude de la construction du dôme chez *Formica rufa*. II (*Ibid.* **6**, I — II.).
-

THE SENSORY PHYSIOLOGY AND BEHAVIOUR OF THE HONEYBEE LOUSE *BRAULA COECA* NITZCSH (DIPTERA, BRAULIDAE)

by Dr. Ahmad-H. KASCHEF

(Department of Entomology, Faculty of Science, Ain Shams University, Cairo, Abbassieh.)

CONTENTS.

- I. INTRODUCTION (313). — II. REACTION TO GRAVITY (313); Method (313); Results (314); Gravity and temperature (316). — III. REACTION TO TACTILE STIMULI (317). — IV. REACTIONS TO TEMPERATURE (318); Reaction in a linear temperature gradient (321); Reaction to alternative temperature (322); Response to radiant heat (323); Orientation to temperature (324). — V. RESPONSE TO SMELL (324). — VI. REACTIONS TO HUMIDITY (326); Method (326); Experiments and results (327); Uniform humidities (327); Alternative humidities (328); Reaction of preconditioned insects to humidity (330); Orientation to humidity (331). — VII. REACTIONS TO LIGHT (331); Method (332); Response to changes in light intensity (332); Response to directed light (332); The nature of the response to light (334); Orientation to light (335). — VIII. THE SENSE ORGANS (335); Method (335); The antennae (335); Sense organs elsewhere on the body (338). — IX. THE BEHAVIOUR IN NATURAL ENVIRONMENT (338). — X. SUMMARY (339). — XI. REFERENCES (341).

I. — Introduction.

Most studies of *Braula coeca* Nitzsch have been concerned with morphology and taxonomy. It was formerly classified among the Diptera pupipara until 1921 when Skaife showed that the insect is oviparous. This author gave a brief account of the life-history together with short descriptions of the egg and larva. Arnhart (1923) was the first to observe the mines and to find the dried out skins of the larvae under honey cappings. Imms (1942) gave a detailed study of the larva and pupa.

With the exception of the description of the eye rudiments (Müggenburg, 1892) there has been actually no information on the sensory physiology and behaviour of *Braula* in the literature. This work, therefore, is a contribution towards achieving this subject.

II. — Reaction to gravity.

Method.—The response to gravity has been investigated by observing the individual behaviour of unfed insects walking inside glass tubes. The standard tube, 60 cm. in length and 1.2 cm. in diameter, was marked at intervals of 1 cm. from the outside. These glass tubes proved to be most

satisfactory and favourable sites for climbing. The temperature was varied or maintained constant by drawing water at the required temperature through an outer water jacket. It was tried to control the humidity inside the glass tubes by partly lining them with filter paper moistened with the appropriate saturated salt solutions, but this method did not prove practical, for *Braula* avoids usually wet surfaces in walking and turns round the tube in a spiral manner while climbing up.

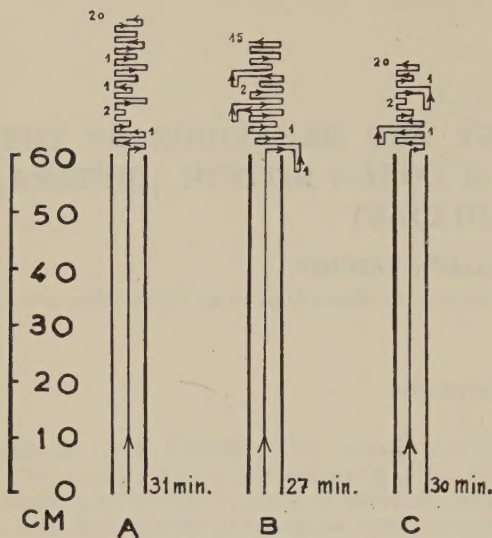


FIG. 1 A, B, C. — Movements of three unfed insects inside a vertical 60 cm. tube at 20 °C. The figures by the track indicate the time in minutes spent at rest at any particular point, and those at the base indicate the duration of the experiment. The tracks which are superimposed and spiral in form were shown as if disposed upwards and laterally.

and climbed up again for short distances before coming to rest. An excited insect may “rear up” freeing the anterior pair of legs from contact with the tube. The number of consecutive turns round the top of the tube as well as the distances of descent from it are variable. In some cases one insect turned round the top not less than twelve times

Results.—Typical examples of the movement of the honeybee louse inside glass tubes at room conditions of 20 °C. and 58 per cent R.H. are shown in Figure 1. The insect when introduced at the base of the glass tube it climbed up, questing as it goes. On reaching the top, it walked round it, sometimes descended

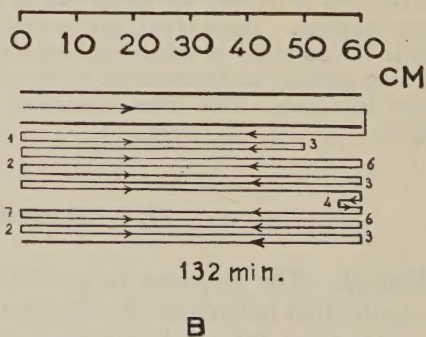
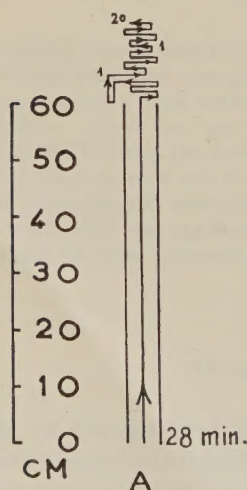


FIG. 2 A, B. — Tracks of the same unfed insect climbing vertical and horizontal glass tubes.

without any descent, another insect turned ten times with three descents and a third eight times with two descents only (Fig. 1 A, B, C).

Some twenty five tracks obtained at 20 °C. and more than thirty tracks at 25 °C. showed the same characteristic pattern. Analysing this pattern of behaviour, it can be suggested that this is a simple response to gravity and *Braula* is negative geotropic.

EXPERIMENT 1: When unfed insects were allowed to walk along a horizontal tube, turning movements occurred with greater frequency near the free ends of the tube and the insects did not tend to rest very readily. The tracks of the same insect climbing inside a vertical and a horizontal tube are shown in Fig. 2 A, B.

EXPERIMENT 2: In this experiment a 50 cm. U-shaped tube with one long arm, held in a vertical position was used. Tracks of two unfed insects allowed to climb inside it are shown in Fig. 3 A, B. On arrival at the apex of the curved portion, they

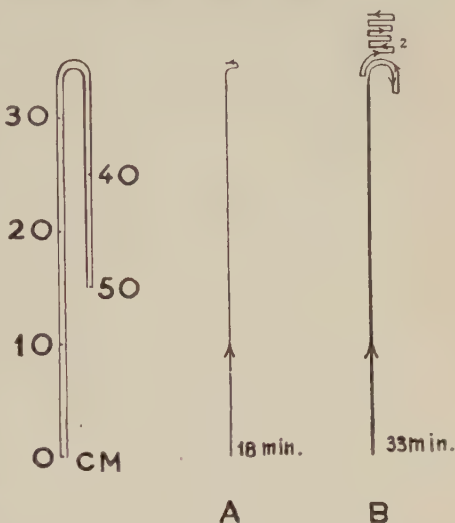


FIG. 3 A, B. — Tracks followed by two unfed insects inside curved glass tubes.

behaved as though they have reached the tip. Insect A, constantly turned round the tube at the tip for about five minutes then came to rest without descending. Fig. 3 B, shows that the second insect after turning round four times and upwards twice, came to rest on the lower surface of the curved part of the tube.

EXPERIMENT 3: Unfed insects were allowed to climb a vertical glass tube 150 cm. With this length of tube some insects introduced near the base walked to the top. From twenty five insects four reached the top, twelve climbed to height of about 75 cm. and nine to an average height of 32 cm. Fig. 4 C, shows the track of an insect that arrived at the top and came to rest there after executing some turning movements.

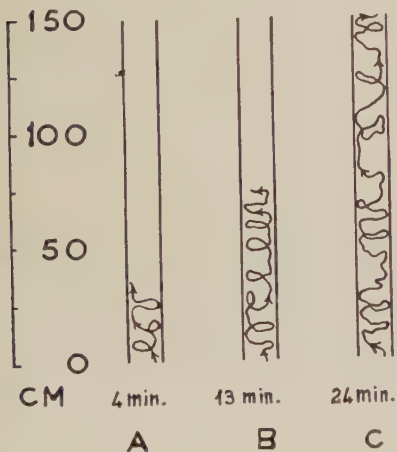


FIG. 4. — Tracks of three unfed insects climbing vertical tubes 150 cm. long.

EXPERIMENT 4: The distribution of twenty five unfed insects in a glass tube 30 cm. in length and 1.2 cm. in diameter was followed. The tube

was marked into four sections of 7.5 cm. each. After introducing the insects and distributing them as evenly as possible, the tube was closed by finely perforated copper gauze wire. The tube was either clamped in a vertical position or held horizontal. After thirty minutes the number of insects collecting in each section was counted. The experiment was repeated eight times at 20 °C. and 58 per cent R.H. using fresh insects each time.

TABLE I. — PERCENTAGE DISTRIBUTION OF *Braula caeca* Nitzsch IN VERTICAL AND HORIZONTAL TUBES.

VERTICAL.		HORIZONTAL.	
Section.	Per cent.	Section.	Per cent.
Top 1	39	Left 1	31
2	33	2	20
3	17	3	19
Bottom 4	11	Right 4	30

The results given in Table 1 show that there was a tendency for the insects to aggregate at the ends of the horizontal tube and a high proportion occurred at the top of the vertical tube. The percentage of insects found at the right and left sections of the horizontal tube were almost similar.

EXPERIMENT 5: Allowed to walk on a smooth sheet of paper the fed insects climbed up somewhat slowly and they followed a convoluted course. When the paper was rotated so that the insects were for a moment progressing downwards, the insects tried to turn back and they resumed their upward course. The behaviour of *Braula* in this experiment recalls strikingly that of the louse *Haematopinus suis* L. after a full meal of blood (Weber, 1929).

From these experiments it can be concluded that a considerable number of insects readily climb inside glass tubes of suitable lengths (30-60 cm.), but most of them failed to climb up tubes 150 cm. long. On reaching the top of the tube they quest for a short period and move round the tip with a few short descents from the margin of the tube before they came to rest. In horizontal tubes the insects walked always on the ventral side of the tube and the turning movements were executed more frequently than in the vertical ones. From this behaviour it seems possible that unfed *Braula coeca* is negative geotropic.

Gravity and temperature.—In this experiment some observations were made on insects climbing vertical 60 cm. tubes at different temperatures of 17.5, 20, 25, 26, 30 and 35 °C. Unfed insects previously kept at 20 °C. were used. Ten tracks at least were obtained at each temperature and six of them were given in Fig. 5. The behaviour of the insects was almost the same as already described, but there was a marked variation in the speed

of climbing up the tubes. At 17.5 °C. climbing was slow and ponderous (Fig. 5 A). At 20, 25 and 26 °C. characteristic movements as shown in the preceding experiments were expressed (Fig. 5 B, C, D). At 30 °C. the insects were somewhat excited and the descents after climbing up 20 to

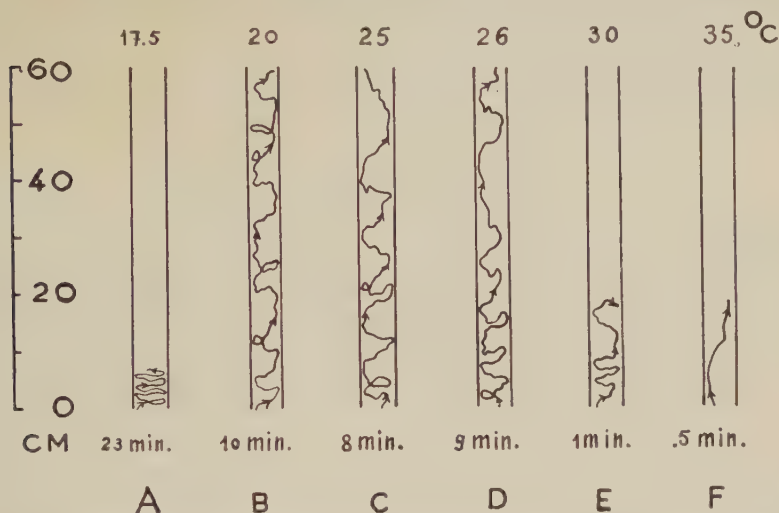


FIG. 5. — Vertical movements of *Braula coeca* Nitzsch inside 60 cm. glass tubes at six different temperatures.

30 cm. exaggerated (Fig. 5 E). At 35 °C. climbing up was almost impossible, the insects ran quickly in a nearly straight line (Fig. 5 F) then fell down in a few seconds.

It is concluded from this experiment that at low temperatures (below 20 °C.) *Braula* is sluggish. At 25-26 °C. it climbs up actively and behaves very normally. At 30 °C. it begins to lose self balance, moves very quickly for short distances then falls down.

III. — Reaction to tactile stimuli.

Response to moving air.—If a jet of air is played on *Braula* while it is climbing a strip of paper or a glass rod, it attempts to shelter from the air current by walking round to the leeward side. On a plane horizontal surface it is not easy to deflect the insects from their course by a weak jet of air, they always try to avoid strong air currents.

Response to vibration.—This is well shown also by insects which have come to rest near the tips of glass tubes with their legs folded. If the tube is tapped gently the insects responds immediatly by questing. It may continue questing for a short or long period before refolding their legs. If tapping is continued regularly, questing stops gradually and the insect

comes to rest. If greatly disturbed, it may begin walking round the tip of the tube.

Reaction to contact with other objects.—The response of *Braula* to contact with other objects is very noticeable in unfed as well as fed insects. When they were offered several different materials on which they might come to rest, the order of preference was muslin, filter paper, smooth paper, and cotton-wool.

IV. — Reactions to temperature.

A temperature of 29-30 °C. is preferred by the human louse, *Pediculus*, when tested in an arena divided into two halves (Wigglesworth, 1941). Thomsen and Thomsen (1937) mentioned that the larva of *Musca domestica* has no exactly limited thermopreferendum, and Hafez (1953) found that the prepupating larva has a definite thermopreferendum which extends from 8 to 20 °C. The response of the honeybee louse, *Braula coeca*, to temperature has been investigated by observing the behaviour of insects advancing towards a flat bottomed 20 × 2.6 cm. glass tube through which warm water usually at 36-37 °C. was circulated. In the usual arrangement the insects were allowed to walk on a large sheet of glass and the tube was set obliquely in their path. *Braula* was usually blinded by covering the rudiment compound eyes with a black cellulose paint under a low power magnification. Temperature gradient was recorded using a very sensitive thermocouple.

EXPERIMENT 1: Results with fifty unfed insects were summarised in Table 2. The insects responded to the tube usually on approaching to

TABLE II. — REACTIONS OF UNFED *Braula coeca* Nitzsch TO A WARM TUBE IN PRESENCE OR ABSENCE OF HONEYBEE WORKERS.

	No. OF INSECTS TESTED.	No. ATTRACTED.	No. REPELLED.	No. INDIFFERENT.
37 °C. odourless.	50	7	43	
20 °C honeybee workers.	50	32	18	
37 °C. honeybee workers.	50	39		11

within 0.5 cm. of the base; absence of heat perception at greater distances being shown by the undeviating course pursued, and by the regular movements of the forelegs. Of the fifty insects tested, seven were attracted to the tube (Fig. 6 A) and fourty three avoided it. Some of the repelled insects, after approaching the tube they stopped, shrank back, then

turned round and walked away (Fig. 6 B). Some insects after advancing towards the tube they stopped very near, or at the base, investigating it for an instant, climbed on, then descended quickly. Others, probably the very hungry insects, ran up towards the tube, stopped short of the base and avoided it immediately (Fig. 6 C). Further, insects which were attracted in their first excitement at perceiving the warm tube usually came later to exercise greater discrimination, then insistent avoidance. The tracks of such an insect at five successive trials are shown in Fig. 7. At the first approach to the warm tube the insect climbed on and

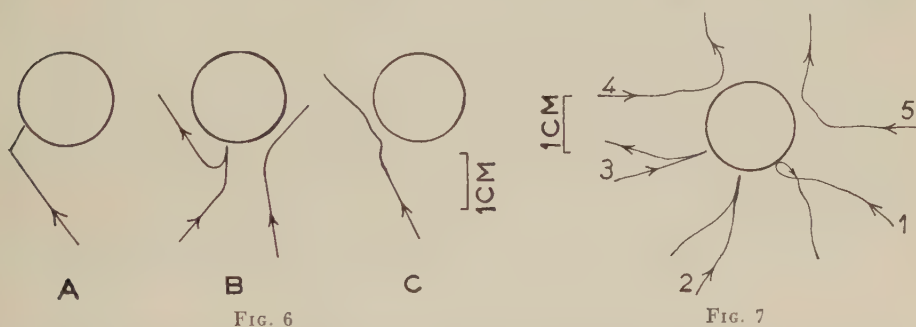


FIG. 6. — Tracks of hungry *Braula coeca* Nitzsch approaching the base of a warm odourless tube.

FIG. 7. — Successive tracks of 1-hour interval of a single hungry honeybee louse approaching the base of a warm odourless tube.

was removed carefully on a strip of paper; at the second and third approaches it stopped 2-3 mm. far from the base of the tube, shrank back and walked away; afterwards it began to avoid the tube completely.

EXPERIMENT 2: The response of *Braula* was also investigated when the temperature of the warm tube and that of the general environment were varied. The insects were allowed to walk on the flat top of a copper tank through which water at the required temperature circulated. The usual procedure was to move the warm tube into a position where unfed insects would pass it obliquely at a distance of about 0.5 cm. or, to set it directly in the path of the insect. As a result of the stimulus provided the following types of response were recognised: the insect may be indifferent, failing to orient to the tube; it may be attracted; or it may be repelled. Records obtained using fifteen individuals in each test were set out in Table 3.

When the temperature of the floor was 18, 24 or 28 °C. and the temperature of the tube was the same or lower than that of the floor the insects were almost indifferent. When the temperature of the tube was higher than that of the floor some insects were attracted from very close distances. When the temperature of the floor was 36 °C. the insects were excited and their behaviour was not as normal as usual; some insects were attracted to the tube when it was cooler, but when the temperature of the tube was 40 °C., all the insects were repelled.

TABLE III. — REACTIONS OF UNFED INSECTS TO A WARM TUBE WHEN THE TEMPERATURE OF THE FLOOR AND THAT OF THE TUBE WERE VARIED INDEPENDENTLY.

0 = indifferent, + = attracted, — = repelled, ± = attracted then repelled.

TEMPERATURE OF FLOOR (°C.).	TEMPERATURE OF TUBE (°C.).			
	15	18	20	24
18	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 + + 0 0 0 0 0 0 — — 0 0 0 0	+ + + — — — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + + + — — — — — — — 0 0 0 0
24		0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + — — — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + + + — — — — 0 0 0 0 0 0 0 0
28	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	— — — — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	+ — — — — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + + + + + — — 0 0 0 0 0 0 0 0
36		+ + + + — — — — 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + + + + + ± — — — — 0 0 0 0	+ + + + + + + + ± ± — — — — —
	28	32	36	40
18	+ + + + + + + + + + + — — — — —	+ + + + + ± ± — — — — — — — —	+ + + ± ± ± — — — — — — — — —	+ + + — — — — — — — — — — — —
24	+ + + + + — — — — — — — — — —	+ + + + ± — — — — — — — — — —	± ± — — — — — — — — — — — — —	— — — — — — — — — — — — — —
28	+ + 0 ± ± ± ± ± 0 0 0 0 0 0 0 0	+ + + + + — — — — — — — — — —	+ + ± ± ± — — — — — — — — — —	± ± — — — — — — — — — — — — —
36	+ + + + + + + + + — + + — — — —	+ + + + ± ± 0 + 0 — — — — — —	+ + + ± ± ± — — — 0 0 0 0 0 0	± ± — — — — — — — — — — — — —

EXPERIMENT 3: The response of hungry *Braula* to temperature in the presence of honeybee workers was investigated and records of its reaction to the honeybee workers at room temperature (20 °C.) and to the simultaneous presence of workers and a warm tube at 37 °C., were also given in Table 2. Five unfed workers were wrapped closely round the base of the tube which contained either water at room temperature, or circulating water at 37 °C. The tube rested as usual on a glass plate over which the insects were allowed to walk.

The response to normal workers at room temperature was remarkable. Of the fifty tested insects 64 per cent oriented to the honeybees and climbed on. This response was elicited when the bees were brought to within 0.5-1.0 cm. When the warm tube with the workers wrapped on, was offered thirty nine out of fifty (78 per cent) unfed insects oriented and climbed on the workers.

The attractiveness of the bee louse to warmth in the presence of honeybee workers contrasts with the repellent qualities of warm air alone. That both temperature and host are concerned in attraction, was shown

by the behaviour of single insects when they were offered successively CO₂-anaesthetised honeybee workers at room temperature, anaesthetised workers wrapped on a warm tube, and normal workers wrapped on a warm



FIG. 8 A, A', A'', A'''. — Tracks of an unfed *Braula* approaching A: an anaesthetised honeybee worker, A': a warm odourless tube, A'': a warm tube with anaesthetised workers (a. w.) wrapped on, and A''': a warm tube with normal workers (n. w.) respectively.

tube. One example was shown in Fig. 8 A, A', A'', A'''. The honeybee louse was almost indifferent to anaesthetised host at 20 °C. Most insects after walking forwards towards it, retreated backwards and went away (A'). When it is presented together with the warm tube many individuals climbed on but descended immediately

(A''). By itself the warm tube is strongly repellent but becomes attractive in presence of normal workers (A''').

Reaction in a linear temperature gradient.—In investigating the reactions of *Braula* to temperature, the linear gradient apparatus described by Wigglesworth (1941) was used. This consists essentially of an inner zinc

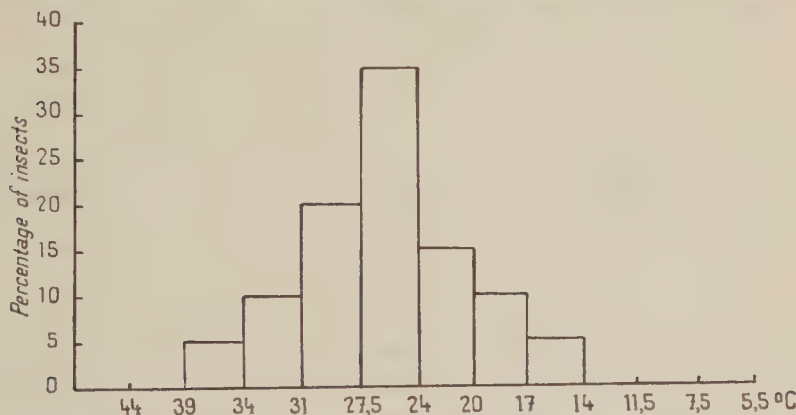


FIG. 9. — Percentage distribution of *Braula coeca* Nitzsch in a temperature gradient.

through 45 cm. in length and 4 cm. in depth embedded deeply in a larger outer trough containing sand. One end was cooled by laying blocks of ice on the sand, while the other was warmed from beneath by means of a series of Bunsen flames. The insects were confined in a glass tube 42 cm. long and 0.9 cm. in diameter which could be laid inside the inner trough. Floor temperature was recorded by twelve thermometers inserted in the sand along the sides of the trough. With this apparatus it was

possible to maintain a linear temperature extending from 5.5 to 44 °C. Fifty unfed insects were introduced into the tube, then saturated air was drawn through and the ends corked. The number of insects collecting in the several sections were noted after 15 min. The experiment was repeated four times and the average distribution of these insects in relation to the temperature was shown in Fig. 9.

The results have shown that most of the insects aggregated in the middle zone, very few were present below 17 °C. or above 34 °C. It seems, therefore, that the honeybee louse under the given experimental conditions has a thermopreferendum which extends from 20 to 31 °C.; a range which is found even in the strongly infected honeybee hives. This is also true of many other insects; Wigglesworth (1941) pointed it out for the human louse and claimed that it may accumulate at this range of temperature to avoid the upper and lower ranges.

Reaction to alternative temperatures.—We have already observed the existence of avoiding reactions to lower and higher temperatures in the

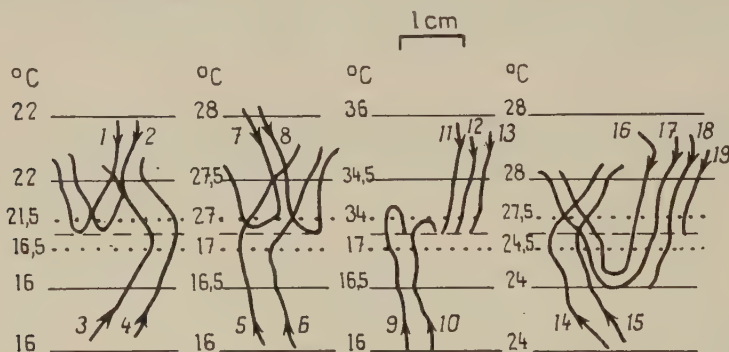


FIG. 10. — The reactions of *Braula coeca* Nitzsch to alternative temperatures. The steepest region of the gradient is indicated by an interrupted line and the isothermals are indicated by dotted lines. Examples are given of attraction to a higher temperature (nos. 3, 4, 5, 6, 14, 15), of avoiding responses to a lower temperature (no. 18) and of resting at the steepest part of the gradient (nos. 9, 10, 11, 12, 13, 19).

linear gradient. In order to confirm this conclusion the behaviour of single insects crossing a relatively steep temperature gradient was studied. The apparatus used, which was similar to that described by Wigglesworth (1941), consisted of two copper tanks 20 × 20 × 19 cm. insulated from each other by means of an asbestos sheet and bolted together by means of an outer metal strip. Each tank could be circulated independently with water; usually one was cooled by pouring in iced water while the other was warmed with a microburner. An arena of voile stretched on a wire ring rested half on one tank and half on the other. There was no wall enclosing the arena. Unfed insects were set down facing the temperature boundary and the tracks were followed only within the immediate neighbourhood of this zone. The gradient was plotted with a sensitive thermocouple and the room temperature was about 20 °C.

Some of the tracks obtained with alternative temperatures were given in Fig. 10. Most insects crossed from 16 to 22 °C. without hesitation. When the insects were started from the warm side they always turned back and walked away before encountering the steepest part of the gradient. With alternatives of 16 and 36 °C. most insects came to rest at the steepest part of the gradient. The reactions are, therefore, more or less similar to those elicited by the warm tube.

Response to radiant heat.—It has been assumed that the response of blood-sucking insects to objects at body temperature is due to their perception of heat radiated from those objects.

The experimental work done by Wigglesworth and Gillett (1934 *a*) on *Rhodnius* and by Wigglesworth (1941) on *Pediculus* has demonstrated that air temperature and not radiant heat is the most important stimulus. The method described by

these authors was adopted to test the reaction of *Braula* to radiant heat. Two test tubes were covered with aluminium foil, one having a further covering of cellophane gummed on to the foil. The thin cellophane covering makes very little difference to the conduction of heat and consequently to the gradient of air temperature around the tubes, but it makes a great difference to the radiant heat. The emissivity of the aluminium covered by cellophane is almost equal to that of a dull black surface, while aluminium alone emits about 5 % of this. Water at 37 °C. was circulated through the tubes. The tracks shown in Fig. 11 A, A', B, B' are typical. Eighty three per cent of the tested insects approached no nearer to the radiating cellophane-covered, than to the non-radiating aluminium-covered tubes. Eleven per cent approached the bases of both tubes, and the rest were indifferent. This result shows that *Braula* is repelled or attracted by air temperature and that radiant heat is of no importance.

The results obtained from investigating the reactions of the honeybee louse to temperature show clearly that *Braula* responds to heat and detects the presence of honeybee workers at very short distances (0.5-1.0 cm.). When it responds to its host the insect waves the fore-legs, orients itself, runs up to it and climbs on. Using warm odourless tube at room temperature, 14 % of the insects only were attracted. When a warm tube with honeybee workers wrapped on, was used at room temperature (20 °C.) and at 37 °C., 64 % and 78 % of the insects were attracted respectively. In presence of temperature gradient *Braula* seems to have a thermopre-

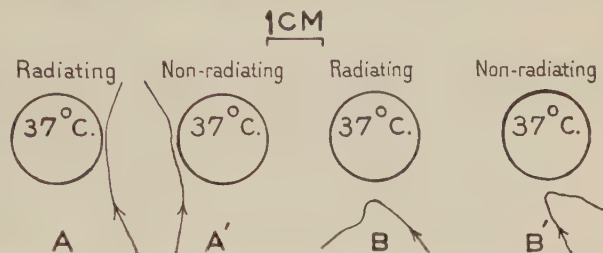


FIG. 11. — The response of *Braula coeca* Nitzsch to radiant heat. A, A', B, B': the same unfed insects approaching the bases of radiating cellophane-covered and non-radiating aluminium-covered tubes.

ferendum extending from 20 to 31 °C. It is repelled or attracted by air temperature, radiant heat is of no importance.

Orientation to temperature.—The mechanism of orientation to temperature seems to consist of: (i) A directed reaction (klinotaxis) which seems to operate to the source of stimulus; the avoiding response shown to warm air in the absence of honeybee workers is a typical example. (ii) An increase in the average rate of movement (orthokinesis) at uniform temperatures.

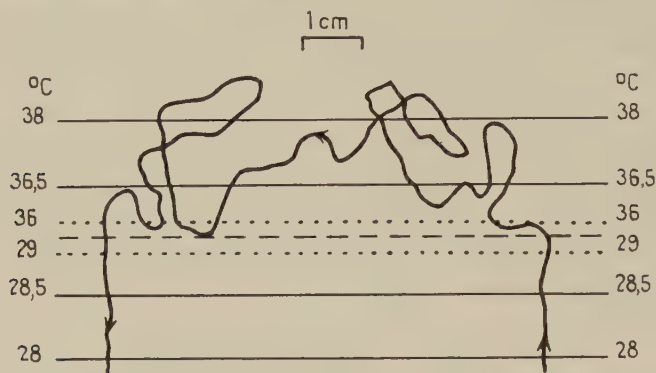


FIG. 12. — Klinokinesis; track of an unfed insect in the linear temperature gradient.

The average rate of movement at 15, 25, 35 and 45 °C. was 5, 17, 25 and 31 cm./min. respectively; at alternative temperatures of 28 or 33 °C. it was 18 cm./min. on the cooler half and 24 cm./min. on the warmer half. (iii) A slight increase in the frequency of changing the direction of movement (klinokinesis). In Fig. 12 an unfed insect advances up the flat floor of the temperature gradient apparatus, when failed to turn back the track became convoluted at 38 °C.

V. — Response to smell.

Little is known about the nature of biological odours attractive or repellent to *Braula*, although it has been found that honeybees are able to find the right flowers by the scent which is specific for each species (v. Frisch, 1919, 1934). Honeybees can also perceive pure chemical scents in great dilution (Ribbands, 1954 and Kaschef, 1957).

The response of honeybees which had been trained to various scented chemicals was also studied by v. Frisch (1919) and he concluded that in many respects, including olfactory acuity, the scent perception of the honeybees was very similar to that of man. Ribbands (1954) could prove that the olfactory acuity of the honeybee with respect to six synthetic scents is of a superior order to that of man.

To test the response of *Braula* to smell, a small pad of cotton-wool

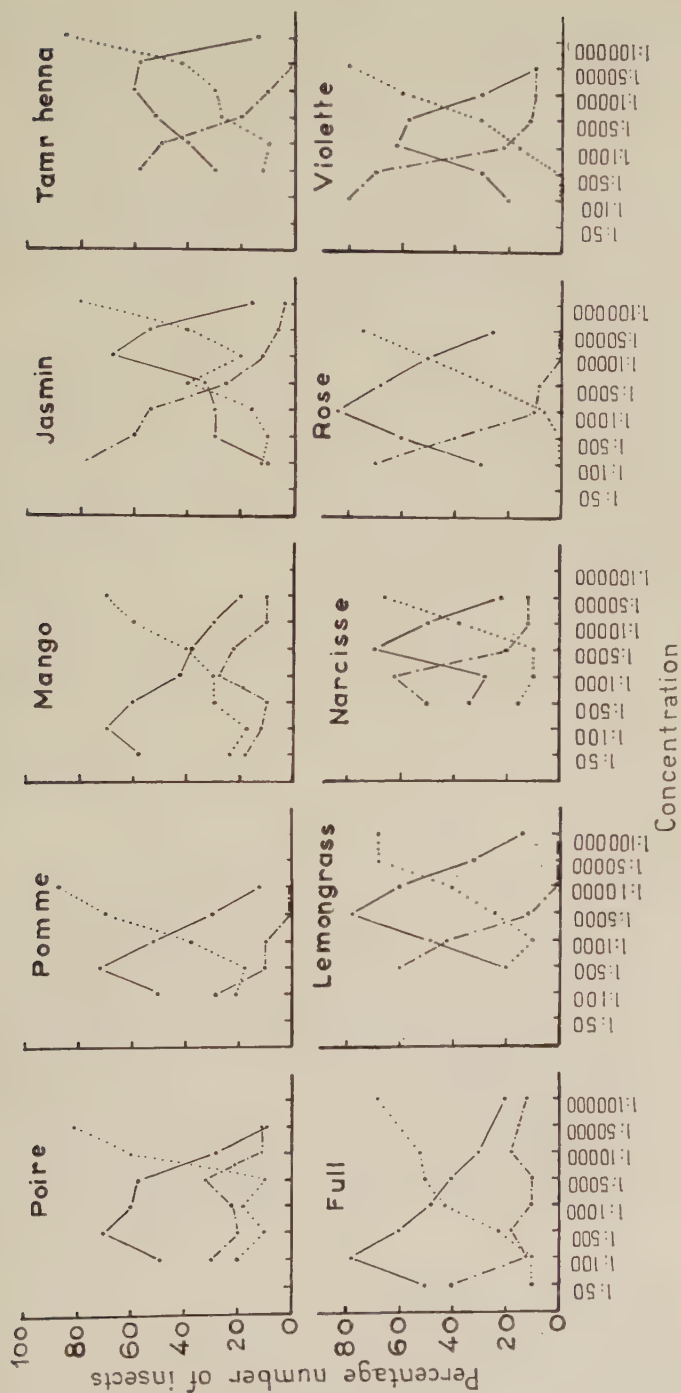


FIG. 13. — The reactions of *Braula coeca* Nitzsch to odours from plant scents.
 — attracted, --- repelled, indifferent.

saturated with the test solution was placed in the centre of a large arena in which a number of insects were liberated. In some experiments small pads of filter paper moistened with aqueous scent solutions prepared at the desired dilution and inserted inside gauze caps fitted over the rounded ends of test-tubes containing water at room temperature were used. The reaction of *Braula* to ten plant scents* which might be encountered in its normal environment were analysed in Fig. 13. The scented substances were diluted to known concentrations (1:50; 1:100; 1:500; 1:1,000; 1:5,000; 1:10,000; 1:50,000; 1:100,000) and fifty individuals at least, were used in each test.

Using concentrated solutions of "poire essence" (1:25 or 1:50) most insects avoided it and walked away. The first attracting response was observed on using a 1 in 100 solution. With solutions of 1:10,000 and 1:50,000 the insects were indifferent. Almost similar results were obtained when testing the "essence of pomme". In this case the insects were attracted to 1 in 100, 1 in 500 and 1 in 1,000 solutions. With a 1 in 5,000 solution, no definite response was observed. A 1 in 100 solution of "mango essence" provided an optimal concentration of smell. The scents of jasmin, "tamr henna," lemongrass, "narcisse", rose and violette acted as attractants only between certain limits of concentration. Higher concentrations as a 1 in 100 solution of "full" or "tamr henna" were strong repellents.

The effect of certain synthetic scents on *Braula* have also been investigated in the laboratory with the practical object of discovering a repellent to eradicate *Braula* from infested colonies. The results obtained will be published in a separate paper.

VI. — Reaction to humidity.

Method.—For investigating humidity behaviour, a small arena of the type described above was used. Most of the experiments were carried out at constant temperature of 25 °C. and uniform illumination of 75 lux. The insects tested were nearly of the same age and were obtained immediately before the experiments from colonies of *Apis mellifica* var. *carnica* Pollm. The desired relative humidities were obtained by the use of the following saturated salt solutions at 25 °C. (Buxton, 1931; Buxton and Mellanby, 1934 and Solomon, 1951).

K_2SO_4 , 98 %; KH_2PO_4 , 95 %; KNO_3 , 92.5 %; $BaCl$, 90 %; KCl , 84.26 %; $NaCl$, 75.28 %; $SrCl_2$, 70.83 %; NH_4NO_3 , 62 %; $Ca(NO_3)_2$, 50 %; $K_2CO_3 \cdot 2H_2O$, 42.76 %; $MgCl_2$, 33 %; $K-C_2H_3O_2$, 22 %; $LiCl$, 11.05 %.

*Essence:

"Poire, pomme" and mango : Polak & Schwarz's Essence Fabrieken, Zanden, Holland.

Scent:

Jasmin and rose: Flora. Dubendorf, Zurik, Suisse.

"Tamr henna" and "full": A. Maschmeyer Jr. Amsterdam, Holland.

Lemongrass: Lantier Fils, Grasse, France.

"Narcisse": Roure-Bertrand Fils et J. Dupont, Grasse, France.

Violette de Grasse: Th. Muhlethaler S. A., Nyon, Suisse.

Tracks of individual insects were copied on a sheet of paper along side the apparatus and half minute intervals were marked on the tracks. The intensity of reaction was expressed when required as the excess percentage $100 \frac{D - W}{D + W}$ where D and W represent the time spent by the insect on the drier and wetter sides respectively.

Experiments and results.—The reaction of *Braula coeca* towards extreme alternatives were tested in some preliminary experiments. The glass ring rested on a sheet of blotting-paper divided into two equal halves by



FIG. 14



FIG. 15

FIG. 14. — Response of *Braula coeca* Nitzsch to a wet surface.

FIG. 15. — Response of *Braula coeca* Nitzsch to uniform medium humidity.

a line 1-2 mm. wide, impregnated with paraffin wax; one half was left dry and the other was saturated with water. The arena was left open above, the insects were allowed to move, and their tracks are observed. Fig. 14 represents a typical response. The insect remained the whole time on the dry side showing a complete avoidance of the wet half.

UNIFORM HUMIDITIES: The behaviour of the honeybee louse at uniform humidities were investigated in the following experiments. The insects were taken from the hive immediately before experimentation. The relative humidities used were 92.5 %, 62 % and 33 % each in one experiment. At low and high relative humidities (33 % and 92.5 %) the insects moved slowly and followed a convoluted course. The average rate of the reaction was 4 and 4.5 cm./min. respectively. At the medium humidity (62 %), the track was less convoluted (Fig. 15), the insects quested actively and moved at an average rate of 8 cm./min.

ALTERNATIVE HUMIDITIES: When *Braula coeca* was offered the choice in the alternative chamber between a medium relative humidity (62 %) and

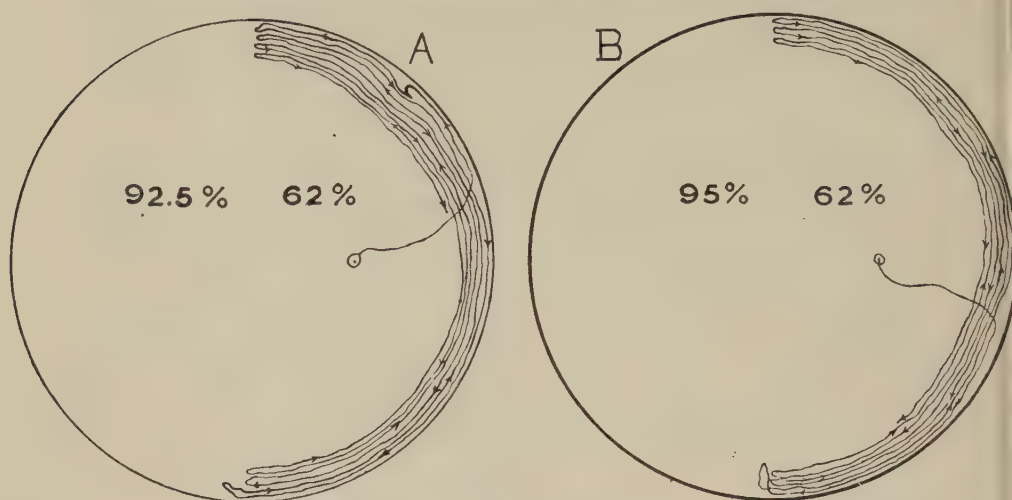


FIG. 16 A, B. — Response of *Braula coeca* Nitzsch to moist air in the alternative chamber.

a high relative humidity (92 %, 95 %), there was a marked avoidance of the higher humidity. Usually the insect turned back immediately as it reached the moist boundary. Sometimes, however, it proceeded into the moister side, but it usually pursued a very short distance before retreating to the drier half (Fig. 16 A, B).

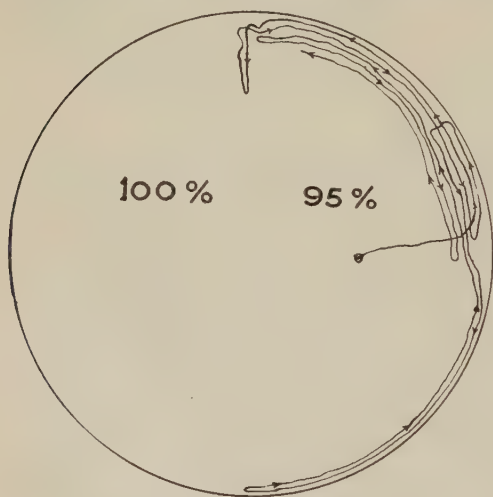


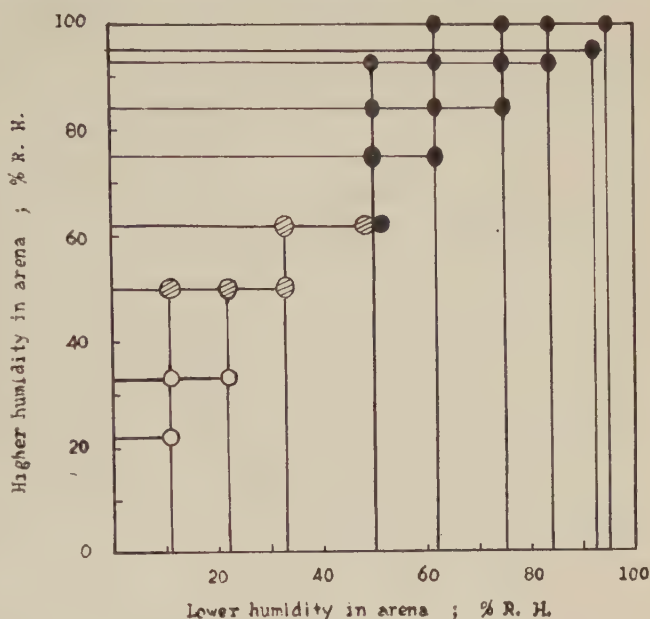
FIG. 17. — Response of *Braula coeca* Nitzsch to 100 and 95 % relative humidities.

The response to high humidity was also obvious when *Braula* was allowed to choose between 100 or 95 % relative humidities (Fig. 17). The insect remained the whole time on the drier half. The intensity of reaction on the dry side expressed as excess percentage, was about 100 %. The response of the honeybee louse to the following pairs of alternative humidities was also tested:

100	or 95 %	100	or 92.5 %	100	or 90 %	100	or 84 %	100	or 75 %
100	or 62 %	95	or 92.5 %	95	or 84 %	92.5	or 84 %	92.5	or 75 %
92.5	or 62 %	92.5	or 50 %	84	or 75 %	84	or 62 %	84	or 50 %
75	or 62 %	75	or 50 %	62	or 50 %	62	or 33 %	62	or 22 %
50	or 33 %	50	or 22 %	50	or 11 %	33	or 22 %	33	or 11 %

The results obtained were summarised below and in Fig. 18:
Above 62 % the higher alternative humidity was avoided constantly in

FIG. 18. — Chart illustrating the avoiding reaction of *Braula coeca* Nitzsch when offered different pairs of alternative humidities. Avoidance of the higher humidity is indicated by a black circle, that of the lower humidity by a shaded circle and the absence of such a response by an open circle.



the following combinations: 100 or 95 %; 100 or 92.5 %; 100 or 84 %; 100 or 75 %; 100 or 62 %; 92.5 or 75 %; 92.5 or 62 %; 84 or 75 % and 84 or 62 % R. H. The insects responded to differences as small as 2.5 and 8.5 % R.H., when given the choice between 95 or 92.5 % and 92.5 or 84 % R.H. remaining most of the time on the drier side (Fig. 19 A, B). The

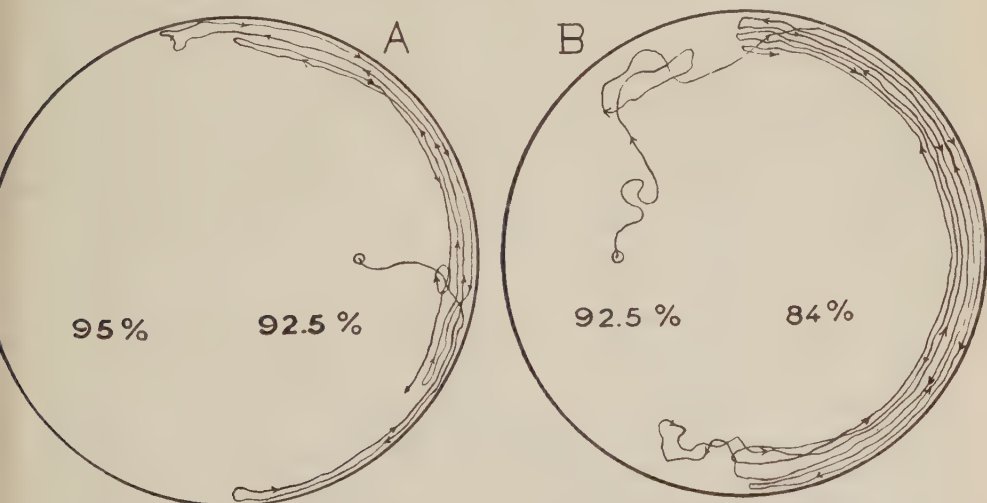


FIG. 19 A, B. — Response of *Braula coeca* Nitzsch when offered the alternatives 95 or 92.5 % and 92.5 or 84 % R. H.

intensity of reaction also varied with the variation of the humidity range, for instance the reaction intensities to differences of 5 % (at 95 or 90 % R.H.), 9 % (at 84 or 75 % R.H.), 16 % (at 100 or 84 % R.H.) and 25 % (at 100 or 75 % R.H.) were about 80, 84, 92 and 95 % respectively.

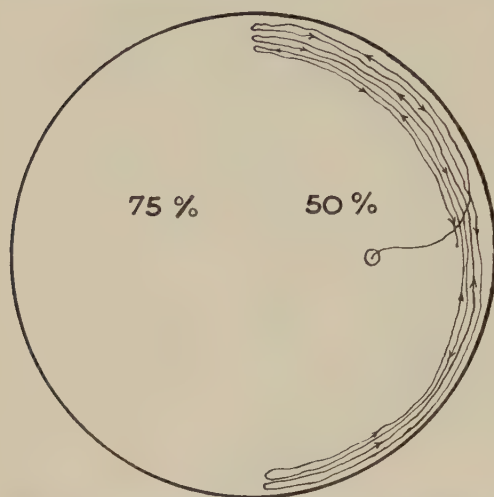


FIG. 20. — Response of *Braula coeca* Nitzsch to relative humidity within the range 75-50 %.

When offered the choice of 75 or 50 % R.H. the insects spent all the time on the drier side (Fig. 20). In the presence of 62 % R.H. on one half of the arena, all higher humidities on the other half were consistently avoided by the insect. When offered the choice of 62 or 50 % R.H. *Braula* seemed indifferent. Although it spent a longer time on the drier half, the course followed compared with that of the left half was somewhat convoluted (Fig. 21). In the presence of 50 % R.H. on one half of the arena, the insect avoided all lower humidities on the other half. Below 33 % no response was elicited with a humidity difference of 11 % (at 33 or 22 % R.H.) or of 22 % (at 33 or 11 % R.H.).

REACTION OF PRECONDITIONED INSECTS TO HUMIDITY:

The effect of the air humidity to which the adult *Braula* had been exposed was tested in the following experiment. The insects were kept at 33 % or 92.5 % R.H. for five hours then they were allowed to choose between a medium humidity of 62 % R.H. and the lower (33 % R.H.) or the higher (92.5 % R.H.) humidity. In fifty insects examined no influence of preconditioning was produced on their general behaviour; they preferred the medium humidity (62 %) and avoided both the high (92.5 %) and the low (33 %) relative humidities.

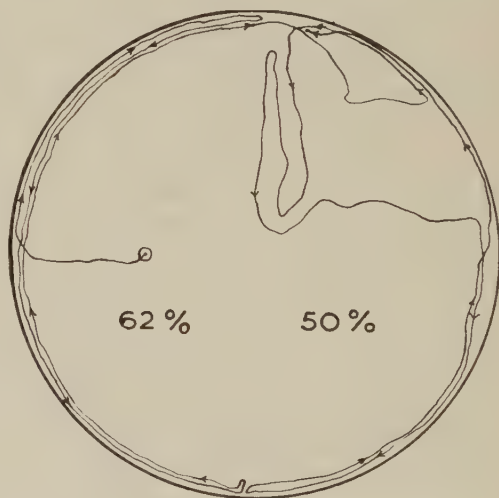


FIG. 21. — Track of *Braula coeca* Nitzsch showing no preference when offered a choice of 62 % or 50 % R. H.

From the experiments carried out on the reactions of the honeybee louse to humidity it is clear that (i) it preferred a medium relative humidity lying between 50 and 62 % R.H. to a low or a high humidity, (ii) *Braula* is highly sensitive to humidity at the higher humidity range since a small humidity difference such as 2.5 % R.H. (at 95 or 92.5 % R.H.) was sufficient to produce avoidance of the more moist side, and (iii) it showed no adaptation to the humidity to which it has been previously exposed.

Orientation to humidity.—The response of *Braula coeca* Nitzsch to humidity suggests that there are at least two main elements concerned. Firstly, a directed reaction (klinotaxis) which is expressed by avoiding the more moist side and turning back immediately to the drier side on reaching the humidity boundary (e.g. 62 or 92.5 % R.H.). Secondly, an indirected reaction (orthokinesis) which is well shown by the increase in the rate of movement at different uniform humidities (62, 75, 84 and 95 % R.H.) or as the insect crossed the humidity boundary from the drier (e.g. 84 % R.H.) to the more moist half (92.5 % R.H.) (Fig. 6 B). Sometimes the insect turns away and recoils back to regain the drier side somewhat late, as a result it moves rapidly and follows a somewhat convoluted course until it avoids the more moist side. This form of undirected response may be klinokinesis.

VII. — Reactions to light.

Some insects are photopositive, they move towards the source of light; others are photonegative. Young caterpillars of *Porthesia* are strongly positive to light before they are fed. This response normally leads them upwards to the leaves of their food plant, but it is lost almost completely after feeding. At the time of nuptial flight male and female ants are strongly positive, but this ceases as soon as they have shed their wings (Loeb, 1918). In the tsetse fly *Glossina* and to a less extent the stable fly *Stomoxys* the response is affected by temperature. These flies are usually positive and go to the illuminated half of the cage, but if the temperature is raised towards 40 °C. the response is reversed and they make for the dark half even though the temperature there be so high that they soon fall dead (Jack, 1937). Larvae of *Vanessa*, which are positively phototactic, blinded on both sides, still find their way to a source of light—perhaps by a cutaneous light sense (Oehmig, 1939). Honeybee workers wake up very quickly in the light with functional ocelli, very slowly if the ocelli are covered. If they are exposed to two lights of different intensities, the workers go to the brighter; but if the median ocellus and one lateral ocellus are occluded, they always go to the side with the sound ocellus even if the light on this side is considerably weaker (Muller, 1931).

No physiological work has been undertaken to detect whether *Braula* actually responds to light stimuli; it is aimed to investigate its reactions to light in this section.

Methods.—The response to light has been investigated by following the behaviour of single insects walking on a horizontal surface or inside glass tubes of 40 cm. length and 1.2 cm. diameter. The sources of illumination were three (G.E.C. 40 W) florescent lamps of daylight characteristic or, in certain cases where higher intensities were required, a low voltage microscope lamp. In most experiments the beam was first passed through a 3-in. tank containing a 2.5 % solution of iron alum acidified with sulphuric acid. Light intensities were measured with a "Metravo" photo-electric cell. In some cases the intensities of the horizontal beam was adjusted according to need by inserting one or more sheets of white or dark paper into the lamp-holder.

Response to change in light intensity.—The response to changed light intensity is well shown by unfed insects which have been kept 12 hours outside in the apiary without receiving any food. Twenty five insects were present in a Petri dish and light with an intensity of 320 lux was reaching the dish from above and from the sides. When the intensity was reduced to 120 lux by shading the dish with a white card five of the insects quitted, when it was reduced to 5 lux ten insects quitted, and when reduced to 0.5 lux twenty one quitted and some of them started walking.

Response to directed light.—The effect has been demonstrated by exposing insects which are walking on a horizontal sheet of paper dimly illumi-

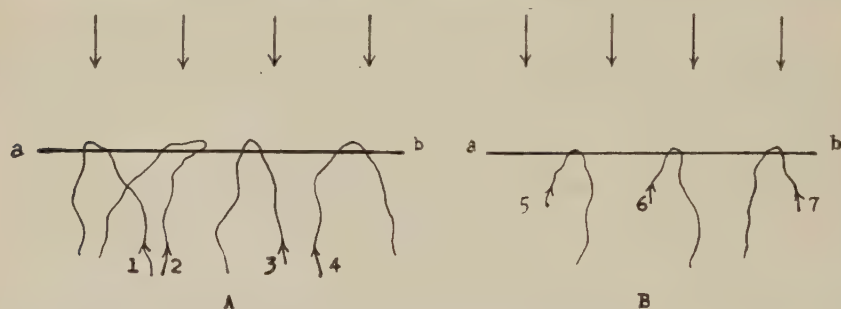


FIG. 22. — Response to light. Tracks of unfed insects walking on a flat horizontal surface dimly illuminated from above. On crossing the line *ab* the intense horizontal light is switched on. Nos. 1-4 unfed insects; nos. 5-7 fed insects.

nated from above with a surface illumination of 1 lux to a bright beam with an intensity of 1,000 lux. The tracks were copied on a sheet of paper alongside. Unfed insects kept in darkness for about five hours before the experiment were strongly repelled by light when this was switched (Fig 22 A). Further experiments with different horizontal light intensities gave similar results. Fig. 22 B shows the tracks of a number of fed insects on a horizontal surface orienting to the horizontal beam. They all walked away from the light.

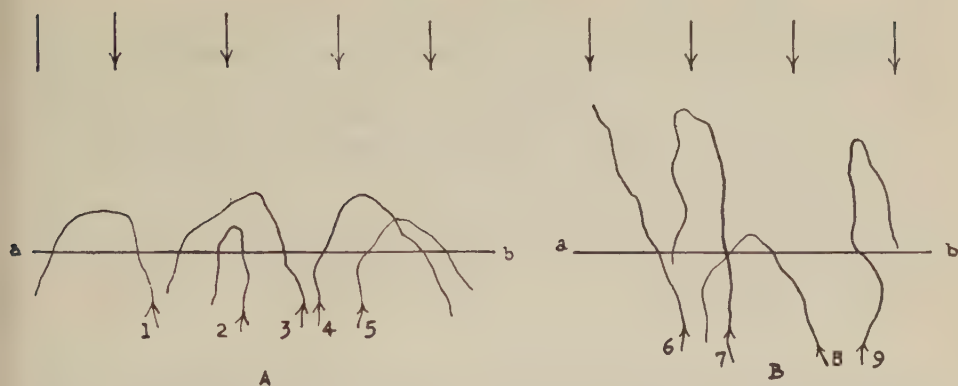


FIG. 23. — Tracks of fed insects orienting to a horizontal beam of light 60 lux which was switched on as line *ab* was crossed. A, insects were exposed to continuous vertical illumination of 5 lux; B, to vertical illumination of 320 lux.

The intensity of the response of *Braula* to lateral illumination depends on the absolute intensity of stimulation. This was shown in Fig. 23 A, B where fed insects were exposed from above to light sources giving a uniform surface illumination of 5 or 320 lux. As the insects crossed the line *ab* a horizontal light of 60 lux was switched on. This experiment shows that negative phototaxis is much more pronounced in *Braula* when the general intensity of illumination is low.

The importance in orientation of light reflected from the surroundings was also shown by



FIG. 24. — Response to lateral illumination (skototaxis). Tracks of fed insects in an arena with blackened segments on the walls. A, black strips 5 cm. in length; B, black strips 3 cm. in length. Vertical illumination of 1,000 lux.

the behaviour of fed insects in a circular arena 9.5 cm. in diameter and walls 1 cm in height lined by alternate segments of white and black paper. The arena was illuminated from above so as to give a uniform surface illumination of 1,000 lux. When the black strips were 5 cm. in length, 90 per cent of the insects avoided the white walls (Fig. 24 A). With strips only 3 cm. in length the deviation in the tracks towards the blackened segments were much less apparent, 35 % of the insects only avoided the white walls (Fig. 24 B). This response to reflected light (skototaxis) has been described in many insects (Kennedy, 1939; Wigglesworth, 1941; Rao, 1947).

The nature of the response to light.—In species of insects which lack eyes the response to light is mediated through a dermal light sense. The changes in direction of the reaction have consequently been related to such events as the progressive deposition of pigment in the cuticle after moulting. Although the compound eyes that exist in *Braula* are very rudimentary and although some form of heat filter was employed in most experiments, the possibility, remained that the insects besides their response to directed light may react to small amount of heat transmitted to the temperature receptors. This has been tested by comparing the response to a powerful source of radiant heat, with the response to a source of light deficient in heating rays. The source of radiant heat was a test-tube covered with aluminium foil through which boiled water was circulated. The light source was the horizontal beam of a microscope lamp which was filtered through the heat-absorbing tank.

EXPERIMENT 1: Active blinded insects were allowed to walk on a horizontal surface. A vertical light gave a constant surface illumination of 5 lux. The observer was shielded from the insects by a black cloth and the results were based on more than fifty insects. On switching on a horizontal light of 1,000 lux, most of the insects turned back and went away. The horizontal light was then switched off and the insects were allowed to come to rest. If now, they were exposed to a source of radiant heat, most of them unfolded their legs and walked away. When the intensity of the radiant heat was suddenly reduced by turning the source away, the insects came to rest again. It is quite possible, that the insects responded to the gradual increase in body temperature.

EXPERIMENT 2: Fed insects walking on a horizontal sheet of paper under a constant vertical illumination of 5 lux were suddenly exposed to a horizontal beam of 1,000 lux intensity or to radiation from a warm tube. The sheet of paper was rotated so that they approached each source head-on. Fig. 25 shows that the horizontal beam of light has a powerful orienting effect, the insects soon retreating from it. The warm tube, although emitting an enormously greater amount of heating energy, provided a weaker orienting stimulus; some of the tested insects advanced towards it (Fig. 25 B). Insects nos. 1-5 and 8 turned back immediately on switching on the horizontal light, insects nos. 7 and 9 advanced a short distance

before retreating back, and insect no. 6 followed an oblique course then came to rest. This experiment supports the conclusion that the dermal light sense may play a certain rôle besides the photo-light sense.

From these experiments it can be concluded that:

Unfed insects at rest respond to a gradual fall in light intensity. *Braula* is photonegative; fed and unfed insects were repelled by direct light and the

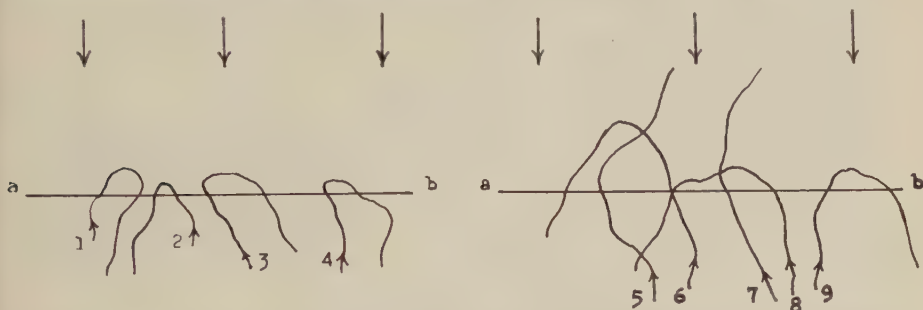


FIG. 25. — Light and heat radiation as orienting stimuli. The figure shows the movement of nine fed insects under constant vertical illumination of 5 lux. At ab insects nos. 1-4 were exposed to an intense horizontal beam of light (1,000 lux) and insects nos. 5-9 to a powerful source of radiant heat.

intensity of response to lateral light depends on the absolute intensity of stimulation. *Braula* responds to reflected light (skototaxis), most of the insects walked towards black strips 5 cm. in length. It seems also to react to the slight increase in the body temperature; blinded insects were repelled by both a horizontal light of 1,000 lux and a warm tube in which boiling water was circulated.

Orientation to light.—The same three mechanisms of orientation (orthokinesis, klinokinesis and klinotaxis) seem to contribute also to the response of the honeybee louse to light. *Braula* deviates towards dark spots in the horizontal plane (skototaxis) and this response usually increases as it approaches nearer to the black strips.

VIII. — The sense organs.

Methods.—Heads of temperal adults were placed in alcoholic Bouin's fixative and embedded by the paraffin method. The sections were cut at 5-7 microns and stained with Delafield's haematoxylin and eosin.

The antennae.—The antennae are articulated in a deep fossa on each side of the head (Fig. 26 A). Each antenna (Fig. 27 A) consists of two clear basal segments of which the distal is the longest and carries the arista. The latter is slender, bristle-like and covered with a big number of straight, thin-walled and sharply pointed sensory bristles.

On the first antennal segment, although there are about four tactile hairs on its sides, both first and second segments are covered with numerous

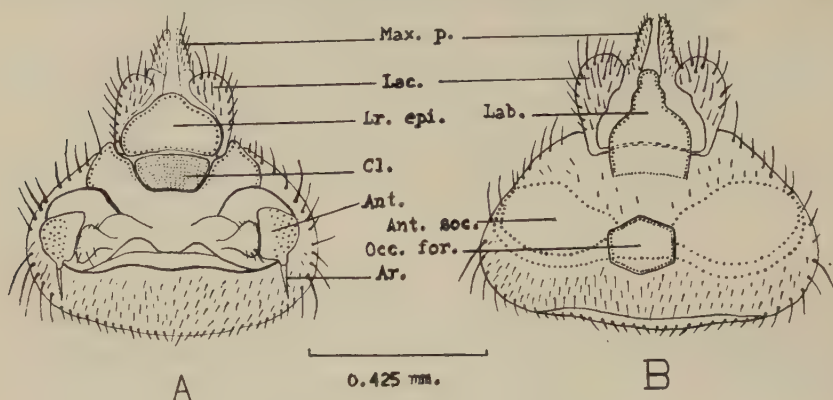


FIG. 26. — *Braula coeca* Nitzsch.

A, head dorsal view; B, head ventral view.

Max. p., maxillary palp.; Lac., lacinia; Ar., arista; Lr. epi., labro-epipharynx; Lab., labium; Cl., clypeus; Occ. fr., occipital foramen; Ant. soc., antennary socket.

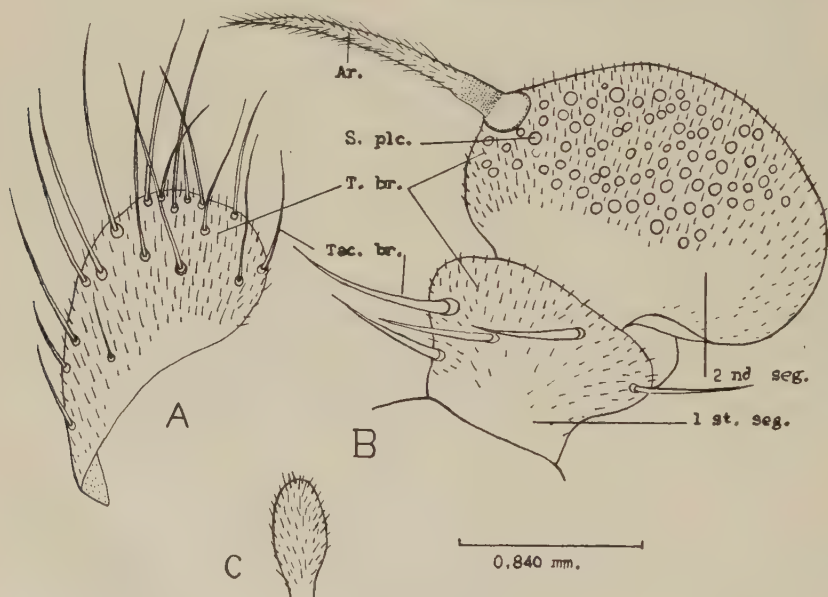


FIG. 27.

A, lacinia of *Braula coeca* Nitzsch with tactile and temperature sensilla.

B, antenna; 1st seg., proximal segment; 2nd seg., terminal segment; Tac. br., tactile bristles; T. br., temperature bristles; Ar., arista; S. plc., sensilla placodea.

C, pulvillus with temperature sensilla.

straight bristles of a uniformly small size (Fig. 27 A, B). These sensilla are like those present on the arista in thickness, but only about half their

length. The great abundance of these sensilla and the fact that they are thin walled and provided with a small mass of few nerve cells (Fig. 28 B) suggest that they may perceive thermal stimuli. Their anatomical structure agrees closely with that of

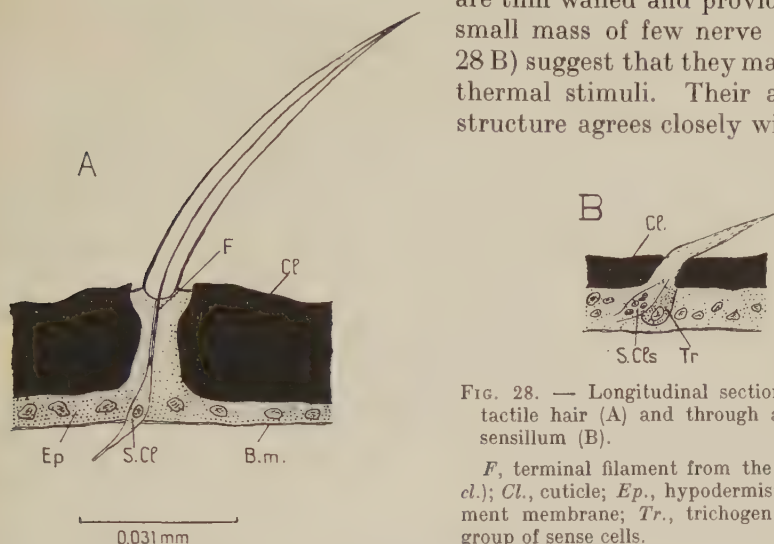


FIG. 28. — Longitudinal sections through a tactile hair (A) and through a temperature sensillum (B).

F, terminal filament from the sense cell (S. cl.); Cl., cuticle; Ep., hypodermis; B. M., basement membrane; Tr., trichogen cell; S. cls., group of sense cells.

type iii sensilla present on the terminal flagellar segment of the antenna of *Rhodnius prolixus* (Wigglesworth and Gillett, 1934 a).

On the terminal segment, plate organs or *sensilla placodea* in form of thin more or less circular plates are present (Fig. 27 A). They set over a relatively small cavity in the cuticle and having multiple sense cells (Fig. 29). Each sensillum placodeum consists internally of a plate or cap cell (C. cl.), an elongated cell (E. cl.) enveloping the distal strand of the sense cells, and a compact mass of numerous sense cells (S. cls.). The enveloping cell is attached by a slender neck to the external plate and the group of sense cells lies against the basement membrane. The plate organs of *Braula* are quite similar to those of Aphids which seem to be well constructed for the reception of odour stimuli since the plate is in form of a thin membranous disc (Hochreuter, 1912). In *Apis mellifica* the plate, though thin, is usually sclerotized and separated from the surrounding antennal wall by a membranous ring. In *Braula coeca*, there are about 400 to 500 plate organs on both antennae and each plate

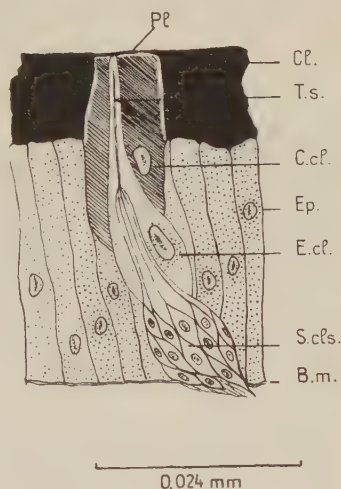


FIG. 29. — Vertical section of sensillum placodeum of *Braula coeca* Nitzsch.

Pl., cuticular plate; Cl., cuticle; C. cl., cap cell; E. cl., enveloping cell; S. cls., group of sense cells; T. s., terminal strand; Ep., hypodermis; Br. m., basement membrane.

is 8 to 10 microns in diameter. In the honeybee there are about 30,000 plate organs on both antennae of the drone, 5,000 to 6,000 in the worker and 2,000 to 3,000 in the queen measuring 12 to 14 microns in diameter. They are commonly regarded as olfactory in function.

Sense organs elsewhere on the body.—The body-wall is covered by relatively large, stiff, spine-like tactile hairs which are often slightly curved and end in sharp points. These sensilla vary in lengths and diameters; they are comparatively short but numerous on the head and attain their maximal length and thickness on the lateral and posterior parts of the abdomen. They are inserted in distinct sockets and well projecting from the body wall. A section of a tactile bristle is shown in Fig. 28 A. The bristle is thick walled and nearly hollow to the tip. The socket-like structure in which the bristle is inserted rests at the end of a canal penetrating the cuticle. A very fine filament, staining weakly in hematoxylin, can be detected within the canal. The hypodermal cell nuclei which lie at the base are indistinguishable from those of the other hypodermal cells but a nerve cell is visible.

The mouth parts are covered with tactile hairs as well as very short and fine bristles similar to those present on the antennae (Fig. 26). About 30 to 40 tactile bristles are found on each lacinia (Fig. 27 A).

The pulvilli (Fig. 27 C) are also clothed with the short fine bristles only.

IX. — *The behaviour in natural environment.*

Attachment to the host.—After transferring itself to a worker honeybee *Braula* walks actively and clings on tenaciously. The most favourable position of attachment is the anterior part of the thorax, between the latter and the head; they cling also to the posterior end of the thorax where the hairs are relatively dense. *Braula* is usually picked up on the dorsal surface of the thorax where it cannot be easily brushed by the legs. The maximum number of individuals found by the author on a *carnica* worker was six and on the queen was twenty-seven.

Gravity.—Orientation in relation to gravity is very important for an insect which spends most of its life on a vertical surface. The fed insect, on the other hand, shows no well defined response to gravity. The distance which *Braula* climbs up inside the hive is limited by its height, but outside the hive it may rise to more than 100 meters depending on the height at which the forager will fly.

Temperature.—Functions of the out door temperature has no important influence on the insects. Temperature differences inside the hive, on the other hand, may play a certain rôle in initiating activity. *Braula* is usually found in greater numbers on nurse workers near the brood cells

where the temperature varies from about 35 °C. in the centre of the brood-nest to 31.8 ± 3.5 °C. in the outer area of the broodnest and 30.8 ± 5.5 °C. in the broodless area.

Humidity.—Adaptation to humidity has no effect on the response of *Braula*, for after exposure to dry (33 % R.H.) or moist (92.5 % R.H.) humidities the medium relative humidity (62 %) was preferred.

Clear evidence that the depletion of the water balance may cause a reversal of the direction of the humidity response was first given by Gunn and Cosway (1938) for *Blatta orientalis*. Some cockroaches spend more time in the dry region of a humidity gradient at a uniform temperature. On desiccation, the same animals became hygropositive. In the linear gradient *Ptinus tectus* at first collect in the drier region, later disperse and aggregate in the moist air. Bentley (1944) showed that this is the result of desiccation. Beetles provided with drinking water preferred dry air in an alternative chamber. Desiccated beetles, on the other hand, showed a weakened preferences for dry air and come to rest in moist air. The reaction is again reversed when the beetles are allowed to drink. Behaviour of this type differs entirely from that of the louse *Pediculus humanus* (Wigglesworth, 1941). In this insect changes in the direction of the reaction are associated with sensory adaptation, the louse at first tending to avoid humidity which it has not recently experienced.

Smell.—The olfactory sense seems to have species specificity, a fact which would be suspected from the single host the honeybee louse is known to parasitise. *Braula* is found only on the honeybees. There are statements in the literature that it occurs on bumblebees; this is due, in fact and as Philips (1925) stated, to incorrect identification of the parasitic species thus observed.

Certain sensory perceptions are also of value to *Braula* in providing warning of the approach of the host. The insects soon become on alert as a response to fanning. Such a stimuli probably induces only a state of preparedness. The smell of the host's body produced by exposure of the scent glands may provide diffuse stimuli which are used in the final attachment to the host. This response is clearly observed when a honeybee is offered to insects at rest; after questing, the insects orient and climb eagerly on if it can be reached.

X. — Summary.

1. **Sensory responses.**—Studies on the reactions of the honeybee louse, *Braula coeca* Nitzsch, to gravity, temperature, humidity, smell and light needed for further studies on the control of this pest in Egyptian apiaries have been undertaken.

GRAVITY: Unfed insects are negative geotactic, they walk readily inside

vertical glass tubes until they reach the top. After few turns round the tip they come to rest.

TEMPERATURE: Odourless warm tube at 37 °C. is usually repellent to *Braula coeca*. The insects may be attracted to temperatures higher than that of the surrounding although avoiding responses are always elicited above 32 °C. The response whether attractive or repellent is to a gradient of air temperature and not to radiant heat. In a linear gradient of temperature the insects collect chiefly in the region from 24 to 27.5 °C.

HUMIDITY: When offered the choice of very dry (11 % R.H. or under) and very moist air (95 % R.H. or over) the honeybee louse preferred the drier air and avoided the moister. The optimum humidity condition lies between 50 and 62 % R.H. At the higher (above 62 % R.H.) humidity range it was sensitive to humidity difference as small as 2.5 % R.H. (at 95 or 92.5 % R.H.). At the lower (below 50 % R.H.) humidity range, on the contrary, it showed a low sensitivity to humidity; with the alternative humidities 33 or 22 % and 33 or 11 % R.H. (a difference of 11 and 22 % R.H. respectively) no response was elicited.

Preconditioning experiments showed that the reaction of the insect is not influenced by the humidity to which it has been previously exposed.

SMELL: At room temperature (20 °C.) honeybee workers are attractive to *Braula*. In presence of temperature gradient, honeybee workers become highly attractive; many of the hungry insects which are repelled by the temperature alone are attracted when both stimuli are present.

Certain solutions of plant scents serve as repellents. Repellency is clear at a concentration of 1 : 50 to 1 : 100. A favourable influence is exerted at a concentration of 1 : 100 to 1 : 500, reaches the optimum at 1 : 500 to 1 : 10,000 and disappears by a dilution of 1 : 50,000 to 1 : 100,000.

LIGHT: Unfed insects at rest immediately respond by questing to a gradual fall in light intensity. Both fed and unfed insects are strongly photonegative and negative phototaxis is much more pronounced when the general intensity of illumination is low. In orientation and questing responses the dermal light sense may play a certain rôle.

CONTACT: Unfed insects with their legs folded respond instantly to vibration as well as to moving objects. They move rapidly on smooth materials and show a marked avoidance to strong air currents.

2. Sense organs.—The following types of sensilla are found on the antennae of *Braula*: (a) thick-walled, hollow and relatively long tactile bristles, (b) short, straight and thin-walled temperature sensilla, and (c) *sensilla placodea* which are almost circular in shape and restricted to the terminal segment.

Both tactile hairs and temperature sensilla cover the mouth parts.

The body wall is clothed with tactile hairs and the pulvilli bear temperature sensilla.

3. Orientation mechanisms.—Three orientation mechanisms (klinotaxis,

orthokinesis and klinokinesis) are very important in the temperature, humidity, light and contact behaviour of *Braula coeca* Nitzsch.

REFERENCES

1923. ARNHART (L.). — Die Larve der Bienenlaus in den Wachsdeckeln der Honigzellen (*Bienenwatter*, **55**, 136-137).
1944. BENTLEY (E. W.). — The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie. 5. Humidity reactions (*J. Exp. Biol.*, **20**, 152-158).
1952. BUDDENBROCK (W. V.). — *Vergleichende Physiologie*, Bd. I, *Sinnesphysiologie*. Birkhäuser, Basel.
1931. BUXTON P. A.). — Measurement and control of atmospheric humidity in relation to entomological problems (*Bull. Ent. Res.*, **22**, 431-447).
1934. BUXTON (P. A.), MELLANBY (K.). — The measurement and control of humidity (*Bull. Ent. Res.*, **25**, 171-175).
1924. EGGERS (F.). — Zur Kenntnis der antennalen Stifführenden Sinnesorgane der Insekten (*Zeitschr. Morph. u. Okol. Tiere*, **2**, 259-349).
1919. FRISCH (K. v.). — Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung (*Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol.*, **37**, 1-238). — 1934. Über den Geschmackssinn der Biene (*Z. vergl. Physiol.*, **21**, 1-156).
1838. GUNN (D. L.), COSWAY (C. A.). — The temperature and humidity relations of the cockroach. V. Humidity preference (*J. Exp. Biol.*, **15**, 55-63).
1915. HASE (A.). — Beiträge zu einer Biologie der Kleiderlaus *Pediculus humanus corporis* de Geer (*Z. angew. Entom.*, **2**, 265-359).
1953. HAFEZ (M.). — On the behaviour and sensory physiology of the house-fly larva, *Musca domestica* L. (*Jour. Exp. Zool.*, **124**, 199-225).
1953. HERTER (K.). — *Der Temperatursinn der Insekten*. Duncker & Humblot. Berlin.
1912. HOCHREUTHER (R.). — Die Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis* L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper (*Zeitschr. wiss. Zool.*, **103**, 1-114).
1942. IMMS (A. D.). — On *Braula caeca* Nitzsch and its affinities (*Parasitology*, **34**, 88-100).
1937. JACK (R. W.), WILLIAMS (W. L.). — Effect of temperature on light reactions of *Glossina*, Diptera (*Bull. Ent. Res.*, **28**, 499-503).
1957. KASCHKEF (A. H.). — Über die Einwirkung von Duftstoffen auf die Bientänze (*Z. vergl. Physiol.*, **39**, 562-576). — 1960. On the taxonomy of *Braula caeca* Nitzsch (Diptera, Braulidae) (*Bull. Soc. Entom. Egypte*, **44**, Under Press).
1948. LEES (A. D.). — The sensory Physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. (*J. Exp. Biol.*, **25**, 145-207).
1918. LOEB (J.). — *Forced movements, Tropisms and Animal conduct*. Philadelphia.
1892. MÜGGENBERG (Fr. H.). — Der Rüssel der Diptera pupipara (*Arch. Naturgesch.*, **58**, 287-332).
1939. OEHMIG (A.). — Orientation to light in *Vanessa* larva, Lep. (*Z. vergl. Physiol.*, **27**, 492-524).
1925. PHILIPS (E. F.). — The bee-louse, *Braula caeca*, in the united states (*U. S. Dept. Agricult. Dep. Circular*, **334**, 1-11).
1947. RAO (T. R.). — Visual responses in *Culex pipiens*, Diptera (*J. Exp. Biol.*, **24**, 64-78).
1955. RIBBANDS (R. C.). — The scent perception of the honeybee (*Proc. roy. Soc. B.*, **143**, 367-379).
1921. SKAIFE (S. H.). — On *Braula caeca* Nitzsch, a Dipterous parasite of the honeybee (*Trans. roy. Soc. S. Africa*, **10**, 41-48).
1951. SOLOMON (M. E.). — Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid or other solutions (*Bull. Ent. Res.*, **42**, 543-554).
1937. THOMSEN (E.), THOMSEN (M.). — Über das thermopreferendum der Lärven einiger Fliegenarten (*Z. vergl. Physiol.*, **24**, 243-380).

1929. WEBER (H.). — Biologische Untersuchungen an der Schweinlaus (*Haematopinus suis* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Sinnesphysiologie (*Z. vergl. Physiol.*, **9**, 564-612).
- 1934 a. WIGGLESWORTH (V. B.), GILLETT (J. D.). — The function of the antennae in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host (*J. exp. Biol.*, **11**, 120-139).
1941. WIGGLESWORTH (V. B.). — The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* de Geer (Anoplura) (*Parasitology*, **33**, 67-109).
-

ANALYSES DE SOLS ET MATÉRIAUX DE TERMITIÈRES DU CONGO BELGE

M. MALDAGUE

(Ingénieur agronome Lv. Licencié en Sciences zoologiques Lv. Assistant à la Division
d'Agrologie de l'INÉAC.)

INTRODUCTION

L'échantillonnage a porté sur les différents types de termitières suivant :

- Termitière de *Bellicositermes bellicosus* Smeathman.
- Termitière de *Bellicositermes natalensis* Haviland.
- Termitière d'*Amitermes unidentatus* (*evuncifer*) Silvestri.
- Termitière de *Nasutitermes ucleensis* Sjöstedt.
- Termitière de *Cubitermes fungifaber* Sjöstedt.

Les termitières étudiées sont situées dans la région de Bambesa (3° 26' N ; 25° 41' E ; altitude : 600 m).

Les échantillons proviennent dans chaque cas et de la termitière et du sol avoisinant.

Les analyses ont porté sur :

1. La texture (8 fractions). Sur les tableaux ne figurent que le pour cent d'éléments fins (argile et limon : 0 à 20 μ), de sable fin (20 à 250 μ), de sable grossier (250 à 2 000 μ), ainsi que le refus à 2 mm.
2. Le dosage de l'azote organique en pour cent (KJELDAHL).
3. Le dosage du carbone organique en pour cent (WALKLEY et BLACK).
4. La perte à la calcination en pour cent (dans certains cas).
5. Le pH (pour quelques échantillons).
6. La couleur du sol sec (MUNSEL).

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à M. H. LAUDELOUT, chargé de cours à l'Université de Louvain, à qui nous devons d'avoir été chargé d'une mission à Bambesa, ainsi qu'à M. G. SCHMITZ, chargé de Recherches à la Division de Phytopathologie et d'Entomologie agricole de l'INÉAC, dont les conseils et la grande connaissance des Isoptères de la région sont pour beaucoup dans la réalisation de ce travail. Les analyses de sols ont été faites par le Laboratoire central de la Division d'Agrologie de l'INÉAC, à Yangambi.

1° Sols de termitière de *Bellicositermes bellicosus*. (MACROTERMITINAE, Kemner 1934.)

1. *Description du nid (T. n° 2)*. — Cette termitière est située dans une vaste étendue de prairies parsemée de petites collines de terre rouge, construites par *B. bellicosus*. L'ensemble constitue un site caractéristique où l'on dénombre 7 à 8 nids par hectare. Le tumulus considéré est constitué d'une élévation principale atteignant 2 m de hauteur entourée de plusieurs dômes secondaires. La périphérie, à la base, est de l'ordre de 6 à 7 m. Vers

le centre du nid, situé dans la partie inférieure, la loge royale est occupée par la reine du couple fondateur, qui est un individu de 75 mm de longueur sur 17 mm de largeur. Dans un des deux dômes secondaires, une autre loge royale renfermait, côte à côte, deux reines plus jeunes mesurant environ 70 mm sur 17. Les loges royales sont formées d'un plancher plat ou très légèrement concave et d'une voûte surbaissée. L'argile y est finement maçonnée et l'ensemble est très uni. Autour de la loge royale s'ordonnent de grandes loges renfermant les meules à champignons.

Des galeries partent du bas et s'étendent à des distances considérables ; elles constituent la périécie (Grassé, 1949). Comme tout le sol environnant, cette termitière est truffée de petites meules d'*Ancistrotermes latinotus* Silvestri et d'*A. cavithorax* Sjöstedt.

2. *Analyses*. — Le tableau I donne les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *B. bellicosus* (T. n° 2).

TABLEAU I.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTILLONS.		COULEUR DU SOL SEC.	REFUS.	ÉLÉMENTS FINS. (%)	SABLE FIN. (%)	SABLE GROS. (%)	C (%)	N (%)	C/N	pH	PERTE CALCINATION.
A	I	2,5 YR 4/4 - 5/6	0	70,6	11,6	17,8	0,61	0,066	9,24	—	—
	II	2,5 YR 5/6	0	68,8	11,6	19,5	0,69	0,081	8,51	—	—
	III	2,5 YR 5/6	0	73,2	11,4	15,3	0,57	0,057	10,00	5,4	—
	IV	2,5 YR 5/6 - 6/6	0	82,0	11,1	6,8	0,52	0,057	9,12	5,5	—
	V	2,5 YR 4/8 - 5/6	tr.	79,3	11,0	9,6	0,66	0,074	8,91	—	—
	VI	2,5 YR 4/6 - 5/6	tr.	80,3	10,8	8,9	0,72	0,066	10,90	—	—
	VII	2,5 YR 4/4	53	65,5	15,5	19,0	0,74	0,091	8,13	—	—
B	VIII	2,5 YR 3/2 - 3/4	78	31,8	29,7	38,4	2,60	0,264	9,84	6,7-7,0	—
	IX	2,5 YR 4/2	76	20,9	34,6	44,5	1,07	0,112	9,55	7,0	—
	X	2,5 YR 4/2	74	20,1	29,9	50,0	0,90	0,076	11,84	7,0	—
	XI	2,5 YR 4/2	76	20,0	30,7	49,3	0,48	0,051	9,41	—	—
C	XII	7,5 YR 7/4	—	—	—	—	> 30	0,90	—	—	89,30

A. SOLS DE LA TERMITIÈRE. — I : dôme constitué d'une épaisse paroi d'argile rouge.

II : argile des parois latérales du tumulus.

III : muraille externe, à environ 50 cm sous le dôme. Sol rouge, très compact, argileux, sans cailloux.

IV : parois des loges, dans la partie centrale du nid.

V : partie inférieure du nid ; argile rouge.

VI : échantillons prélevés à 40 cm de profondeur par rapport à V ; ils sont également à 40 cm environ par rapport au sol avoisinant ; échantillons de la partie hypogée du tumulus ; sol rouge sans cailloux.

VII : échantillons pris au même endroit que VI, mais à 50 - 60 cm de profondeur par rapport au niveau du sol : mélange de terre noire et d'argile rouge, cailloux ; on se trouve ici sous la termitière proprement dite.

B. SOLS EXTÉRIEURS. — VIII : échantillons prélevés dans le pâturage à 10 cm de profondeur ; terre noire, humifère, caillouteuse.

IX : idem à 25 cm de profondeur.

X : idem à 50 cm de profondeur ; terre noire avec une légère coloration rouge sombre, caillouteuse.

XI : idem à 65-70 cm de profondeur ; terre plus rougeâtre, mais avec dominance noirâtre, très caillouteuse.

C. MEULES A CHAMPIGNONS. — XII : substance friable, cassante, de coloration brun clair à beige.

3. **Conclusions.** — 1^o Il y a un contraste très grand entre le sol avoisinant et celui de la termitière proprement dite. Le sol du pâturage est une terre sablonneuse, noirâtre, humifère (2,60 % de C ; 0,264 % de N), très caillouteuse. Le tumulus en revanche est formé d'une argile rouge, pauvre en matière organique (0,52 à 0,74 % de C ; 0,057 à 0,081 % de N) et dépourvue de cailloux.

Les *B. bellicosus* vont puiser en profondeur (plusieurs mètres) l'argile destinée à l'édification de leur nid.

2^o Le pourcentage d'éléments fins, dans la termitière, augmente du dôme et de la périphérie vers le centre et la base ; les matériaux utilisés pour les murailles externes sont moins fins que ceux qui interviennent dans la construction de l'habitacle. Il suffit d'observer le contraste entre les groupes I, II, III (68,8 à 73,2 % d'éléments fins et IV, V, VI (79,3 à 82,0 %). Les insectes opèrent une sélection des grains. Nous pouvons de même supposer que les matériaux de la loge royale comptent un pourcentage encore plus élevé d'éléments fins. Réciproquement, pour les sables grossiers, le pourcentage minimum (6,8 à 8,9) s'observe pour les parois des loges et la base, tandis que, pour le dôme et les murailles, il varie de 15,3 à 19,5.

3^o La localisation des prises d'échantillons permet d'estimer la profondeur de la partie hypogée de la termitière. Les échantillons du groupe VI, prélevés à 40 cm de profondeur, présentent un refus pratiquement nul et renferment 80,30 % d'éléments fins ; les échantillons du groupe VII, au contraire, prélevés à 55 cm, présentent un refus de 53 et 30,8 % d'éléments fins (1) seulement. La termitière proprement dite atteint par conséquent une profondeur de 45 à 50 cm. Ce pourcentage d'éléments fins (30,8) est néanmoins nettement supérieur à celui des échantillons correspondants du sol extérieur (groupe X) qui se caractérisent par un refus de 74 et de 5,2 % d'élément fins (cf. note 1, p. 0).

La partie située sous la termitière est une zone de transition où le passage fréquent des isoptères produit un brassage du sol, responsable de l'enrichissement des horizons supérieurs par des éléments fins puisés en profondeur.

4^o Les taux de carbone et d'azote sont très faibles pour les sols du nid et nettement inférieurs à ceux du sol avoisinant. Le rapport C/N ne montre pas de différence appréciable.

(1) Le taux d'éléments fins est calculé par rapport à l'échantillon global, refus compris, et non par rapport à la fraction de 0 à 2 mm, comme c'est le cas pour les tableaux.

5° Les meules à champignons ont un pourcentage de C très élevé (> 30) ; la perte à la calcination atteint 90 %. Ces meules constituent une concentration de matière organique pratiquement non décomposée.

6° Contrairement aux résultats de Boyer (1956), les valeurs de pH sont moins élevées dans les sols de la termitière que dans les sols avoisinants.

2° Sols de termitières de *Bellicositermes natalensis*. (MACROTERMITINAE, Kemner 1934.)

A. TERMITIÈRE SITUÉE PRÈS DE LA ROUTE BAMBESA-UELE.

1. *Description du nid (T. n° 3).* — Grande termitière de près de 3 m de hauteur, extrêmement peuplée. Le profil de ce nid, découpé par de nombreuses tourelles et cheminées, est très différent de celui des *B. bellicosus*. Vers la périphérie en bordure de l'habitacle, dans des loges d'argile, se trouvent des agglomérations humides de couleur gris foncé et de consistance molle, formées de pâte de bois malaxée avec le suc salivaire ; ce sont des meules à champignons en formation. Les meules à champignons typiques blanchâtres, d'une consistance de carton, se trouvent plus à l'intérieur. Notons encore, dans certaines loges, de petits amas de sciure de bois, que nous n'avions pas observés dans les nids de *bellicosus*. Ce fait a été signalé par Grassé (1944).

Les galeries sont plus nombreuses que dans les termitières de *B. bellicosus*. Autre différence : absence de meules à champignons de *Ancistrotermes*. Dans la loge royale, de vastes dimensions, se trouvait une énorme reine (85 × 27 mm), entourée d'un grand nombre d'ouvriers. La loge présente l'aspect d'un bloc d'argile durci, extrêmement résistant. Le plancher, légèrement concave et très uni, ovale, mesure 19 cm de longueur sur 11 de largeur ; son épaisseur atteint 52 mm d'argile compacte. Le toit est formé, en périphérie, d'une voûte légèrement surélevée et se transforme, au centre, en une sorte de tunnel ; la distance maximum entre le point le plus élevé du tunnel et le plancher est de 24 mm tandis que la partie la plus élevée de la voûte ne surplombe le plancher que de 12 mm, hauteur insuffisante pour loger la reine, qui est nécessairement prisonnière dans le « tunnel », allongé dans le sens de la loge et mesurant 11 × 4,7 cm. L'épaisseur du toit est de 55 mm ; la muraille, au niveau de la jonction du toit avec le plancher, est mince, à peine 5 mm ; à cet endroit se trouvent quelques petits trous permettant le passage des ouvriers et des soldats. Le plancher est supporté par 8 piliers de 2 cm de diamètre. Cette loge est nettement plus vaste que celle relatée par Fuller (1915) ; la reine, tout en n'y étant pas comprimée, n'y jouit pas d'une grande liberté de mouvement.

2. *Analyses.* — Le tableau II donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Bellicositermes natalensis*. (T. n° 3).

TABLEAU II.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTILLONS.		COULEUR DU SOL SEC.	REFUS.	ÉLÉMENTS FINS.	SABLE FIN.	SABLE GROS.	C	N	C/N	pH	PERTE CALCINATION.
				(%)	(%)	(%)	(%)	(%)			
A		2,5 YR 4/2 - 4/4	0	69,7	15,1	15,2	0,76	0,081	9,38	5,3	—
B		2,5 YR 3/4	73	56,5	20,2	23,3	1,17	0,122	9,59	5,9	—
C	I	2,0 YR 6/2	—	—	—	—	> 30	1,08	—	—	83,20
	II	5,0 YR 6/2	—	—	—	—	> 30	0,463	—	—	82,40

A : sols de la termitière : les échantillons proviennent de parties fraîchement reconstruites.

B : sols extérieurs ; échantillons de surface ; sol brun-rouge, humifère, caillouteux.

CI : meules à champignons.

CII : sciure : matière finement divisée, amorphe, de couleur gris-beige foncé à l'état humide.

3. **Conclusions.** — 1° Comme pour le nid de *B. bellicosus*, nous trouvons un contraste très net entre le sol avoisinant et le sol de termitière.

— Sol de termitière : argileux (70 % d'éléments fins) et pauvre en matière organique (0,76 % de C ; 0,081 % de N).

— Sol extérieur de surface : sablonneux, caillouteux (15,3 % d'éléments fins, (cf. note 1, p. 0), plus riche en matière organique (1,17 % de C ; 0,122 % de N).

Ces isoptères puisent en profondeur les éléments fins qu'ils utilisent comme matériaux.

2° Les taux de carbone et d'azote sont à nouveau très faibles pour les sols de termitière ; ils sont légèrement plus élevés que pour l'édifice du *B. bellicosus* (0,76 % de C contre 0,63 ; 0,081 % de N contre 0,067).

3° Le rapport C/N est pratiquement semblable pour les échantillons de la termitière (9,38) et ceux du sol avoisinant (9,59). La similitude s'étend aux chiffres trouvés pour le nid du *B. bellicosus*.

4° La composition des meules à champignons des deux espèces de *Macrotermitinae* est semblable.

5° Les valeurs de pH sont plus élevées pour le sol extérieur que pour les sols du nid ; la différence est moindre que dans le cas du nid de *B. bellicosus*.

B. TERMITIÈRE A SASSI (SUR L'UELE, A 30 KM DE BAMBESA) (T. n° 23).

1. **Description.** — Nid de forme typique, fortement 'découpé, présentant des dômes secondaires, des cheminées, tourelles et épaulement divers. La termitière est située dans un paysage de savane (savane anthropique)

où le sol est constitué d'une couche de terre, parfois très mince, mêlée de concrétions nodulaires, recouvrant une véritable cuirasse latéritique. La termitière est construite à l'aide d'argile rouge prélevée en profondeur, peut-être même sous la cuirasse.

2. **Analyses.** — Le tableau III donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Bellicositermes natalensis* (T. n° 23).

TABLEAU III.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTILLONS.		COULEUR DU SOL SEC.	REFUS.	ÉLÉM. FINS. (%)	SABLE FIN. (%)	SABLE GROS. (%)	C (%)	N (%)	C/N
A		2,5 YR 3/2	0	62,5	21,4	16,1	1,62	0,155	10,5
B	surface	—	—	—	—	—	2,77	0,306	—
	à 50 cm	—	—	—	—	—	2,06	0,216	—
	à 1 m	2,5 YR 3/4	85	58,6	18,4	23,0	0,98	0,102	9,60

A : sols de termitière.

B : sols extérieurs en surface, à 50 cm et à 1 m de profondeur ; terre argileuse rouge sombre, mêlée de concrétions latéritiques.

3. **Conclusions.** — 1° *Texture* : Le sol de la termitière présente un pourcentage d'éléments fins (62,5) beaucoup plus élevé que le sol extérieur (8,8, cf. note 1, p. 0), bourré de concrétions latéritiques (85 % de refus).

2° *Taux de C et N* : Les teneurs en C et en N sont plus élevées pour le sol de termitière que pour le sol extérieur à 1 m de profondeur, tandis qu'elles sont moindres pour le sol de surface ou le sol à 50 cm de profondeur.

3. *Conclusions des analyses des sols de Macrotermitinae.*

Il est intéressant de comparer les résultats obtenus pour ces termitières de *Macrotermitinae* avec ceux de Hesse (1955) et Boyer (1956). Boyer a étudié des échantillons provenant de grands nids de *Bellicositermes natalensis* de Côte-d'Ivoire et de *Bellicositermes* d'Oubangui-Chari, ainsi que des matériaux de termitières d'humivores forestiers, *Thoracotermes* sp. et *Sphaerotermes sphaerotherax*. Plusieurs de ses observations sont comparables aux nôtres : « Les grosses modifications sont surtout d'ordre physico-chimique : manque d'humus et richesse en éléments fins (argile), pH toujours voisin de la neutralité et supérieur de 1 à 2 unités par rapport aux sols environnants. (Remarque : en ce qui concerne le pH, nos résultats sont tout à fait différents : pH proches de la neutralité ou en tous cas plus élevés pour les sols extérieurs, pH plus acides pour les sols de termitières.) La teneur en carbone est sous la dépendance de l'origine des matériaux

utilisés. Pour les constructions, suivant le groupe des termitières, elle va de 0,35 à 1,54 %. (Remarque : nous avons obtenu des valeurs de 0,50 à 4,00 % ; voir plus loin.) Les meules atteignent et dépassent 40 % (Remarque : toutes nos meules dépassent 30 % de C). La teneur en azote total reste uniformément basse dans les 2 groupes (0,05 %). (Remarque : nous avons trouvé pour les nids de *Bellicositermes* des valeurs de 0,05 à 0,08 %, tandis que, pour d'autres termitières, les teneurs en N atteignent 0,4 à 0,4 % ; voir plus loin), sauf pour les meules où elle peut atteindre 1,60 %. (Remarque : nos chiffres varient de 0,40 à 1,24.) »

Boyer ajoute : « Du point de vue de la bactériologie du sol, malgré la structure compacte du matériau, le nombre de germes aérobies fixateurs d'azote est élevé... Les rendements de fixation des termitières sont supérieurs, non seulement à ceux de terres tropicales, mais aussi européennes. » Les résultats de Hesse concernent les grands édifices de *Macrotermes goliath*, *B. bellicosus* et *B. natalensis* de l'Est africain. Le même auteur estime qu'il n'y a pas de pH spécifique à la termitière mais qu'il varie de 5 à 10, sauf dans le cas des termitières calcareuses, et qu'il correspond au pH du sol avoisinant. De la confrontation de ces résultats, nous nous rallions à l'opinion de Hesse tout en estimant nécessaire la mise au point suivante : le pH des sols de termitière correspond au pH des sols avoisinants, prélevés à la même profondeur que celle d'où proviennent les matériaux de la termitière. En ce qui concerne la matière organique, Hesse compare des termitières habitées et non habitées. Les chiffres cités varient en général de 0,2 à 0,9 % de C (max. 1,3 %) et pour l'azote de 0,03 à 0,09 % (max. 0,2 %). Au point de vue cations échangeables, en accord avec Hesse et Boyer, on peut conclure que les termitières ont un contenu en cations ainsi qu'une capacité d'échange plus élevés que les sols avoisinants. Suivant Boyer : « Les Termites semblent responsables de l'accumulation au sein de la termitière des bases, principalement Ca et Mg, en pourcentage supérieur à ceux du sol ».

4^e Sols de termitière de *Amitermes unidentatus* (evuncifer).

(AMITERMITINAE, Kemner 1934.)

1. *Description du nid (T. n° 9)*. — Vaste formation subsphérique de près de 1 m de diamètre, quelque peu aplatie au sommet et dont la base s'enfonce quelque peu dans le sol. Il s'agit d'un nid en grande partie épigé, mais avec une petite portion souterraine (« nid mi-souterrain, mi épigé »).

La structure interne est constituée d'une multitude de petits alvéoles limités par des parois très fines. Le matériau relativement dur est formé de « carton stercoral » de coloration foncée, presque noir ou gris-noirâtre.

Une coupe dans la paroi des alvéoles révèle 3 zones :

a) une zone interne constituée d'un mélange d'argile et de bois malaxé avec les sucs salivaires et de coloration brun-rouge sombre ;

b) deux zones externes formées de mortier stercoral, de coloration brun-

noir ; cet enduit unifie les parois des alvéoles dont l'épaisseur varie de 1 à 3 mm. Les alvéoles sont très irréguliers, en général allongés avec de nombreux coudes ; ils communiquent entre eux par des orifices de 2 mm de diamètre. Grassé (1949) décrit ces nids (de Guinée française notamment) comme s'appuyant toujours à des arbres morts et atteignant jusqu'à 5 m de hauteur.

Sjöstedt (1925) observe que cette espèce construit des nids, soit libres, soit disposés près de palmiers ou d'arbres. Il ajoute que ces nids libres ont une forme hémisphérique ou fortement arrondie et mesurent environ 40 cm de hauteur. Sans doute le genre *Amitermes*, à nids très variables, a-t-il, pour la même espèce, différentes formes de nids suivant les régions.

Le nid est entièrement revêtu d'un recouvrement argileux de 0,5 à 2 cm d'épaisseur. De grandes champignonnières, appartenant à *Ancistrotermes latinotus*, sont principalement localisées à la base du nid ; les galeries, trous et replis des meules sont bourrés de larves et de paquets d'œufs agglutinés ; les champignonnières sont recouvertes d'un duvet de mycelium et portent des mycotêtes. Il y a cohabitation de deux espèces ; Grassé rapporte également un cas de cohabitation avec *Ancistrotermes crucifer*.

2. **Analyses.** — Le tableau IV rapporte les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols et matériaux de termitière de *Amitermes unidentatus (evuncifer)* (T. n° 9).

TABLEAU IV.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTILLONS.	COULEUR DU SOL SEC.	REFUS.	ÉLÉMENTS FINS. (%)	SABLE FIN. (%)	SABLE GROSSIER. (%)	C (%)	N (%)	C/N	PERTE CALCINATION.
I	2,5 YR 4/2	0	63,5	12,1	24,4	4,18	0,222	18,82	—
II	2,5 YR 4/2-3/4	0	61,0	17,7	21,2	1,98	0,192	10,31	—
III	2,5 YR 4/2	0	66,0	14,9	19,1	0,76	0,092	8,26	—
IV	2,5 YR 3/2-3/4	0	59,0	18,8	22,1	2,29	0,247	9,27	—
V	2,5 YR 4/2	0	—	—	—	14,00	0,750	18,66	37,80

I : recouvrement externe : argile malaxé avec des débris végétaux, le tout formant un matériau rouge sombre.

II : sol situé en dessous du nid proprement dit.

III : sous-sol de la termitière, sol rouge foncé, argileux.

IV : sol extérieur, en surface, sous la litière ; sol humifère brun-rouge foncé.

V : matériaux de la termitière (parois des alvéoles : mélange d'argile, de bois mâché, de sucs salivaires et de mortier stercoral).

3. **Conclusions.** — 1° *Texture* : Le sol avoisinant est argileux ; on n'observe guère de différences entre le taux d'éléments fins de la partie externe de la termitière, du sous-sol ou des sols environnants.

2° *Taux de C et N* : Il y a augmentation des teneurs en C et N dans la termitière.

a) Le recouvrement argileux présente des taux de C (4,18 %) et d'azote (0,222 %) élevés résultant du malaxage de l'argile avec des débris végétaux et de la salive riche en protéines. Le rapport C/N élevé (18 à 19) témoigne de matière organique relativement peu décomposée (substances ligneuses).

b) Pour la partie interne du nid (alvéoles) nous obtenons 14 % de C et 0,75 % d'azote ; il s'agit d'un mélange de bois, d'argile et de mortier stercoral. Le taux d'azote élevé est ici le plus caractéristique et résulte des substances stercorales.

5° Sols de termitière de *Nasutitermes ueleensis*.

(NASUTITERMITINAE, Hare 1937.)

1. **Description du nid (T. n° 12).** — Termitière épigée, maçonnée, en forme de champignon, adossée à un tronc d'arbre. La structure interne présente un grand nombre de petites loges, maçonnées à partir de matériaux sablonneux grisâtres.

2. **Analyses.** — Le tableau V donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Nasutitermes ueleensis* (T. n° 12).

TABLEAU V.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTIL- LONS.	COULEUR DU SOL SEC.	REFUS	ÉLÉMENTS FINS. (%)	SABLE FIN. (%)	SABLE GROSSIER. (%)	C (%)	N (%)	C/N
I	7,5 YR 4/2	0	55,0	29,5	15,5	3,94	0,325	12,12
II	7,5 YR 3/2	0	40,4	24,7	34,9	4,98	0,322	15,46
III	7,5 YR 5/2	0	23,5	32,7	43,8	2,07	0,138	15,00

I : sols de la termitière ; parois des alvéoles, matériaux grisâtres, friables.

II : sols extérieurs, de surface, à proximité du tronc d'arbre.

III : sol du pâturage avoisinant ; sol noir humifère, renfermant racines et débris organiques.

3. **Conclusions.** — 1° *Texture* : Le pourcentage d'argile (0 à 2 μ) est plus élevé pour les sols de termitière (44 à 50) que pour les sols III (20). Il y a donc une concentration d'éléments fins dans la termitière.

2° *Taux de C et N* : Nous ne tenons pas compte ici des échantillons II dont la composition est hétérogène (mélange de sol de termitière et de sol extérieur). On constate un net enrichissement en C et N pour la termitière. Il n'y a pas ici, comme dans le cas du nid de *Amitermes*, d'incorporation à l'argile de matière organique brute ; l'augmentation du taux de C (1,90 fois plus pour le sol de termitière) et particulièrement du taux d'azote (2,36 fois

plus) est une conséquence du malaxage de la terre avec de la salive, d'où résulte un matériel maçonné.

6° *Sols de termitières de Cubitermes fungifaber.*
(MIROCAPRITERMITINAE, Kemner 1934.)

A. TERMITIÈRES SITUÉES A PROXIMITÉ DE LA ROUTE BAMBESA-SASSI.

1. *Description des nids (T. n° 28).* — Termitières en champignons, dans un site de savane, formées d'un matériau grisâtre, sablonneux. Sol environnant très pauvre, végétation clairsemée. Partant de la base du nid, de nombreuses galeries conduisent dans le sol et y constituent une périécie bien développée. La loge royale est localisée aux environs du quart inférieur du fût. La structure interne est alvéolaire ; les cellules, de section subcirculaire, ont généralement 1 à 2 cm de hauteur et 1 à 3 cm de longueur ; leurs parois ont une épaisseur de 1 à 2 mm, certains alvéoles confluent pour former des chambres plus grandes ; les communications d'une chambre à l'autre se font par de petits orifices circulaires de 2 mm de diamètre ; il peut y avoir 5 à 7 orifices par chambre.

2. *Analyses.* — Le tableau VI donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitières de *Cubitermes fungifaber* (T. n° 28).

TABLEAU VI.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTIL- LONS.		COULEUR DU SOL SEC.	REFUS	ÉLÉMENTS FINS. (%)	SABLE FIN (%)	SABLE GROSSIER. (%)	C (%)	N (%)	N/C
A	I a	10 YR 4/2 — 6/2	0	46,0	42,4	11,6	1,51	0,122	12,37
	I b	10 YR 4/2 — 5/2	0	46,0	39,2	14,7	1,30	0,103	12,62
	moy.	—	0	46,0	40,8	13,1	1,40	0,112	12,50
B	II	10 YR 5/2	0	24,5	45,2	30,1	1,13	0,082	13,78
	III	10 YR 6/2	0	22,9	50,2	26,9	0,66	0,054	12,22
	IV	10 YR 6/2 — 7/2	0	23,4	49,7	26,8	0,51	0,039	13,07
	V	10 YR 7/2	0	27,5	49,3	23,2	0,32	0,034	9,41

A : Sols des termitières.

I a et I b : sols provenant de deux termitières voisines ; substance grisâtre, friable.

B : Sols avoisinants.

II : sols de surface (0 à 5 cm), grisâtres, un peu plus noirâtres que I.

III : échantillons prélevés à 25 cm de profondeur ; terre grise, plus humide.

IV : échantillons prélevés à 50 cm ; sol gris avec petites infiltrations rouge-ocre de fer oxydé (à partir de 35 à 40 cm) (gley réticulé).

V : échantillons prélevés à 60 cm ; sol gris, humide, infiltré de digitations rouge-ocre plus abondantes.

3. **Conclusions.** — 1° *Texture* : Le pourcentage d'éléments fins est plus élevé pour les sols de termitières que pour les sols extérieurs, même à une profondeur de 50 à 60 cm. Nous trouvons en moyenne 33 % d'argile (0 à 2 μ) pour les sols de termitières contre 15 à 18 % pour les sols environnants. Les termites opèrent donc un choix des matériaux.

2° *Taux de C et N* : Il y a un net enrichissement en C et N. Les sols de termitières renferment en moyenne 1,40 % de C et 0,112 % d'azote, teneurs supérieures à celles des échantillons de surface (1,13 % C ; 0,082 % N). Les termitières sont maçonnées à partir de matériaux fins, malaxés avec des sucs salivaires. Dans les sols environnants il y a diminution progressive des taux de C et de N avec la profondeur.

B. TERMITIÈRES A SASSI.

1. **Description du nid (T. n° 26).** — Termitière en champignon, sur dalle latéritique, dans un site de savane anthropique. Sur la plus grande partie de la savane, la cuirasse latéritique est presque affleurante, la végétation est rabougrie, formée de touffes de Graminées n'atteignant pas 30 cm de hauteur ; le sol est jonché de gros blocs de latérites ; dans cette partie il n'y a pratiquement pas de termitières. Au contraire, en bordure de cette zone principale, s'étend une bande de terrain où la dalle latéritique est plus profonde ; les termitières y sont nombreuses ; on distingue les petits nids des *Cubitermes* ainsi que les constructions de *Bellicositermes natalensis*, spécialement aux endroits où le sol est plus profond ; à l'emplacement de la termitière n° 23 (tableau III) le banc latéritique se situe à une profondeur légèrement supérieure à 1 m.

2. **Analyses.** — Le tableau VII enregistre les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols de termitières de *Cubitermes fungifaber* (T. n° 26).

TABLEAU VII.

N° DU GROUPE D'ÉCHANTIL- LONS.	COULEUR DU SOL SEC.	REFUS	ÉLÉM. FINS. (%)	SABLE FIN. (%)	SABLE GROS. (%)	C (%)	N (%)	C/N
I	5,0 YR 4/2	0	73,8	20,0	6,1	3,81	0,358	10,64
II	5,0 YR 4/2	15	61,5	22,1	16,4	2,77	0,306	9,05
III	2,5 YR 3/2	67	52,5	20,0	27,5	2,06	0,216	9,53

I : sol brun foncé de termitière.

II : sol avoisinant, en surface, sol brun-rouge.

III : sol avoisinant, à 50 cm de profondeur ; nombreuses concrétions ferrugineuses nodulaires.

3. **Conclusions.** — 1° *Texture* : Plus fine pour les sols de termitières que pour les sols extérieurs qui renferment de nombreux nodules latéri-

tiques dont l'abondance augmente avec la profondeur (15 % de refus en surface ; 67 % à 50 cm ; 85 % à 1 m, cf. tableau III).

2° *Taux de C et N* : Ceux-ci sont supérieurs pour les sols des termitières et beaucoup plus élevés que pour les sols des termitières de la route Bambesa-Sassi (3,81 % de C et 0,358 % de N, contre 1,40 % C et 0,112 % N). La teneur en C et N des sols environnants est également supérieure à celle du site précédent (2,77 % C et 0,306 % N contre 1,13 % C et 0,082 % N). Ces caractères édaphiques sont en relation avec la végétation ; très clairsemée le long de la route Bambesa-Sassi (site n° 28), elle est constituée en (26) de grandes graminées formant sur le sol une litière assez abondante. Il ressort clairement de cette comparaison que les teneurs en C et en N des termitières de *Cubitermes* sont fonction des teneurs en ces éléments dans le sol environnant ; ces taux sont toujours plus élevés pour les sols des nids par suite du travail de malaxage des insectes (enrichissement d'origine physiologique).

Le tableau VIII donne les taux de carbone et d'azote des sols des termitières 26 et 28 ainsi que des sols environnants.

TABLEAU VIII.

	SITE N° 28.			SITE N° 26.		
	C (%)	N (%)	C/N	C (%)	N (%)	C/N
SOLS DE TERMITIÈRES	1,40	0,112	12,50	3,81	0,358	10,64
SOLS AVOISINANTS, EN SURFACE	1,13	0,082	13,78	2,77	0,306	9,05
SOLS AVOISINANTS, A 50 CM DE PROFON- DEUR	0,51	0,039	13,07	2,06	0,216	9,53

Conclusions générales.

Toutes les espèces mentionnées appartiennent à la famille des *Termitidae*, Light 1921. Ces espèces n'hébergent pas de flagellés symbiotiques qui participent à la digestion de la cellulose. Les matières végétales utilisées par ces espèces doivent subir au préalable une décomposition plus ou moins avancée. Ce régime alimentaire humivore est celui de la grande majorité des termites africains.

1. *Influence sur la matière organique.* a) ALIMENTATION. — Les espèces humivores utilisent une matière végétale ayant subi une décomposition préalable provoquée par des moissures, des bactéries, la microfaune... La quantité de débris divers qui disparaît par suite de l'intervention des isoptères doit être considérable. La matière organique peut également

être consommée, mêlée à la terre ; les termites extraient l'humus du complexe sol-humus et laissent un résidu qui sert dans certains cas de matériau de construction.

b) CONSTRUCTIONS DES TERMITIÈRES S. L. — De nombreuses espèces utilisent des matériaux organiques plus ou moins décomposés, voire non décomposés pour leurs constructions. En ce qui concerne les termitières étudiées, nous avons rencontré comme matériaux : le sol, prélevé à des profondeurs variables, le bois et d'autres substances ligneuses ou celluliques, la salive servant de liant, les substances stercorales. Les meules à champignons constituent une concentration de matière végétale brute agglomérée par la salive.

c) EMMAGASINAGE DE PROVISIONS. — L'influence sur la matière organique peut être qualitative et quantitative ; elle peut être très variable suivant l'espèce de termites. La connaissance de la biologie des espèces est indispensable pour estimer leur rôle dans la biocénose. Parmi les espèces considérées il faut distinguer des :

- Espèces champignonnistes (*Bellicositermes*, *Ancistrotermes*).
- Espèces non champignonnistes (*Cubitermes*, *Amitermes*, *Nasutitermes*).
- Espèces très prolifiques (*Bellicositermes*, *Amitermes*).
- Espèces moyennement prolifiques (*Cubitermes*).
- Espèces peu prolifiques (*Ancistrotermes*).

2. *Influence sur le sol.* — Cette influence est sous la dépendance :

a) DE L'ESPÈCE DE TERMITE. — Nous avons vu le contraste entre les grands édifices des *Bellicositermes*, les termitières de *Amitermes*, celles plus petites des *Cubitermes* et de *Nasutitermes* et les nids encore moins étendus des *Ancistrotermes*. Il est évident que par leur volume considérable les grandes termitières des *Macrotermitinae* ont une influence nettement plus marquée sur le sol que les autres de dimensions plus réduites. Suivant l'espèce aussi, les matériaux diffèrent :

— les *Bellicositermes* vont puiser en profondeur l'argile nécessaire ; ils transportent de ce fait des tonnes de matériel argileux de la profondeur en surface ;

— les autres espèces rencontrées se contentent du sol plus ou moins superficiel.

b) D'UN ENSEMBLE D'AUTRES FACTEURS. — climat, type de sol, végétation.

— Les *Bellicositermes* recherchent les sols lourds et sont principalement des espèces de savanes humides ; les *Amitermes*, par leur éthologie, préfèrent les lieux arides, tandis que les *Cubitermes* et les *Nasutitermes* sont des espèces forestières.

c) DE L'ABONDANCE DE LA FAUNE. — Il y a des régions où le paysage est totalement transformé et où la succession des termitières est telle que tout le sol a pratiquement été remanié (Ubangui, Moyen-Congo, Est du Came-

roun, Rhodésie, larges secteurs de Congo belge). L'influence des termites sur le sol ne se limite pas aux termitières visibles, mais à tous les travaux aussi bien souterrains qu'épigés. Les galeries sillonnent le sol à des profondeurs qui peuvent être considérables pour les grandes espèces, alors qu'en forêt la majorité se situent dans les 20 premiers centimètres ; Adamson (1943), pour la Trinité, donne une profondeur de 15 cm. De ce travail mécanique résulte une série de conséquences pour le sol et notamment l'apport en surface de masses considérables de terre.

Dans certains cas nous pouvons avoir une véritable reconstitution de sols.

Grassé (1950) cite le cas de savanes à latérite de l'Ouest africain où dominent les *Trinervitermes* et les *Cubitermes*. Ces derniers peuvent vivre dans des savanes arides où les affleurements de latérites occupent de grandes surfaces. Ils prennent la terre dans les fissures, entre les bancs de latérites, et contribuent à former sur la dalle même une mince couche de terre permettant l'installation de quelques végétaux ; nous avons de cette façon construction d'un sol au-dessus de la latérite. Dans le Sud du Sahara et au Niger, où les *Odontotermes* foisonnent, la remontée en surface de l'argile atteint une importance insoupçonnée (Grassé, 1950). Les galeries souterraines constituent un réseau d'importance plus ou moins considérable dont l'influence porte sur : l'aération du sol (activation des processus oxydants, phénomènes d'aérobiose, respiration de la faune), l'augmentation de la perméabilité (accélération du drainage), l'ameublissement, etc.

De nombreux auteurs : Adamson (1943), Harris (1934), Morrison, Hoyle, Hope-Simpson (1948), estiment que les termites peuvent, dans certaines régions arides d'Afrique, jouer un rôle important dans l'évolution des sols et être un facteur d'érosion.

3. Influence sur la fertilité du sol. Valeur des terres de termitières.

— Synthèses des analyses de sols de termitières de Bambesa.

a) SOLS DES GRANDES CONSTRUCTIONS DES *Macrotermitinae* :

- texture plus fine dans les termitières qu'en dehors ;
- taux de C et de N moindres dans les termitières ;
- meules : accumulation de matière organique brute ;
- pH plus acide pour les sols de termitières.

b) SOLS DE TERMITIÈRES DE *Amitermes* :

- pas de différence de texture ;
- matière organique beaucoup plus abondante que dans le sol avoisinant ; accumulation de matériaux organiques.

c) SOLS DE PETITES TERMITIÈRES DE *Cubitermes* ET *Nasutitermes* :

- texture plus fine dans les sols de termitières ;
- net enrichissement en C et en N, mais sous la dépendance des teneurs du sol environnant.

Joachim et Kandiah (1940), à Ceylan, distinguent deux types de termitières ; leurs conclusions sont fort semblables aux nôtres :

a) Pour les termitières de *Cyclotermes redemanni*, de 4 à 6 pieds de hauteur, répandues principalement dans les zones sèches, la texture est plus lourde, mais il y a moins de matière organique et d'azote que pour les sols avoisinants (ceci correspond à nos termitières de *Bellicositermes*).

b) Pour les petits tumuli de *Hypotermes obscuriceps*, il n'y a pas de différence de texture, tandis que les teneurs en C, en N et en P_2O_5 sont supérieures à celles des sols avoisinants.

Vageler (1933), Pendleton (1942) et Wild (1942) estiment de façon générale que les sols de termitière présentent une fertilité accrue par suite de l'augmentation de la teneur en éléments nutritifs : N, Ca, Mg, K, P_2O_5 .

Kalshoven (1941) cite des cas contradictoires de fertilité diminuée ou augmentée.

Adamson (1943) écrit : « Researches required to elucidate the relation between termites and soil fertility include quantitative investigations on the size of termite populations, the number and dimensions of mounds, the amount of earth brought above the surface, and the extent of subterranean tunnels. Few precise data on these subjects have been recorded. Much work is required also in the chemical composition of termite building materials and on their feeding habits, especially as regards organic matter in the soil. »

Sommaire.

Cette étude traite de l'analyse de sols de termitières appartenant aux espèces suivantes : *Bellicositermes bellicosus* Smeathman, *Bellicositermes natalensis* Haviland, *Amitermes unidentatus* (*evuncifer*) Silvestri, *Nasutitermes ueleensis* Sjöstedt et *Cubitermes fungifaber* Sjöstedt.

Les analyses ont porté sur la texture, le dosage de l'azote et du carbone organiques, la perte à la calcination, le pH et la couleur du sol sec. Pour permettre la comparaison, les échantillons ont toujours été prélevés dans les termitières et dans les sols avoisinants. L'origine des matériaux est différente suivant l'espèce de termites.

Dans le cas des *Macrotermitinae* qui prélèvent les matériaux en profondeur, on constate que la texture est plus fine dans les sols de termitières que dans les sols avoisinants ; les termitières de *Amitermes* ne présentent pas de différence de texture. Pour les nids de *Cubitermes* et de *Nasutitermes*, les taux d'éléments fins sont plus élevés que pour les sols environnants bourrés de concrétions latéritiques. Les grands édifices des *Macrotermitinae* présentent un matériel plus pauvre en matière organique que les sols extérieurs, l'inverse s'observe pour les termitières des *Cubitermes*, *Nasutitermes* et *Amitermes*.

Summary.

This work deals with analysis of soils from mounds belonging to the following Termites : *Bellicositermes bellicosus* Smeathman, *Bellicositermes natalensis* Haviland, *Amitermes unidentatus (evuncifer)* Silvestri, *Nasutitermes ueleensi* Sjöstedt and *Cubitermes fungifaber* Sjöstedt. The following data were collected: texture, organic carbon and nitrogen rates, loss by calcination, pH and colour of dry soil.

In order to compare the different materials, samples were always taken in the mounds and on the adjacent land. The native building materials differ with the Termite species.

As for the *Macrotermitinae* which take soils from the depth, the texture is finer in the soils coming from the mounds than in the adjacent soils; there is no difference for *Amitermes* mounds; but for the mounds of *Cubitermes* and *Nasutitermes*, the rate of fine elements is greater than in the surrounding soils which contain an important amount of iron oxyde concretions.

The buildings of *Macrotermitinae* are poorer in organic matter than the adjacent land, but the contrary occurs with the mounds of *Cutitermes*, *Nasutitermes* and *Amitermes*.

Zusammenfassung.

Diese Arbeit handelt über die Analyse von Termitennesterböden welche folgenden Arten angehören: *Bellicositermes bellicosus* Smeathman, *Bellicositermes natalensis* Haviland, *Amitermes unidentatus (evuncifer)* Silvestri, *Nasutitermes ueleensis* Sjöstedt und *Cubitermes fungifaber* Sjöstedt.

Es wurden analysiert: Textur, organischer Stickstoff und Kohlenstoffgehalt, Aschgehalt, pH und Farbe des trockenen Bodens. Um einen Vergleich zu ermöglichen wurden jedesmal Proben entnommen einerseits in den Termitennestern und andererseits in den angrenzenden Böden. Der Ursprung des Baumaterials ändert mit der Termitenart. Bei den *Macrotermitinae* welche die Materialien aus der Tiefe entnehmen, stellt man fest daß die Textur der Termitennester feiner ist als in den angrenzenden Böden; im Falle der *Amitermes* bestehen keine Texturunterschieden. Die Nester der *Cubitermes* und *Nasutitermes* sind reicher an feineren Elementen als die benachbarten Böden welche stark mit Lateritkongregationen angereichert sind. Die großen Gebäude der *Macrotermitinae* sind viel ärmer an organischem Material als die Außenböden; das Gegenteil wird beobachtet bei den Nestern der *Cubitermes*, *Nasutitermes* und *Amitermes*.

BIBLIOGRAPHIE.

1943. ADAMSON (A. M.). — Termites and the fertility of soils (*Trop. Agric. Trin.*, **20**, 6, p. 107-112).
1956. BOYER (PH.). — Étude pédologique de la répartition et du dosage des bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav. (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, n° 6, p. 801-803).
1933. COHEN (W. E.). — An analysis of Termite (*Eutermes exitiosus*) mound material (*Jl. Counc. Sci. Ind. Res.*, **6**, p. 166-169).
1915. FULLER (C.). — Observations on some african Termites (*Ann. Natal Mus.*, **3**, p. 329-504).
1944. GRASSÉ (P.-P.). — Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinae*) (*Ann. Sci. nat. Zool.*, **6**, p. 97-171). — 1949. Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie*, t. 9, p. 408-544). — 1950. Termites et sols tropicaux (*Rev. int. Bot. app. Agr. tr.*, **30**, p. 549-554).
1941. GRASSÉ (P.-P.), JOLY (P.). — La teneur en matière organique de quelques terres de termitières (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **66**, p. 57-62).
1949. HARRIS (W. V.). — Some aspects of the Termite problem (*East. Afr. Agr. Jl.*, **14**, p. 151-155).
1922. HEGH (E.). — *Les Termites*, Bruxelles; p. 1-756.
1955. HESSE (P. R.). — A chemical and physical study of the soils of Termite mounds in East Africa (*Jl. of Ecol.*, **43**, 2, p. 449-461).
1940. JOACHIM (A. W. R.), KANDIAH (S.). — A comparison of soils from Termite mounds and adjacent land (*Trop. Agrst.*, **95**, p. 333-339).
1941. KALSHOVEN (L. G. E.). — (*Tectona*, **34**, p. 568-582).
1956. MALDAGUE (M. E.). — *Rapport de Mission à Bambesa*, Bibl. Yangambi, p. 1-43 (inédit).
1948. MORRISON (C. G. T.), HOYLE (A. G.), HOPE-SIMPSON (J. F.). — *Jl. of Ecol.*, **36**, p. 1-84).
1934. NAUDE (T. J.). — Termites in relation to veld destruction and erosion (*Union of S. Afr., Dept. Agr., bull.* **134**, p. 1-20).
1942. PENDLETON (R. L.). — Importance of Termites in modifying certain Thailand soils (*Jl. Amer. Soc. Agron.*, **34**, 4, p. 340-344).
1956. SCHMITZ (G.). — Les Termites et les moyens de les détruire (*Bull. agr. Congo Belge*, **47**, 6, p. 1551-1596).
1925. SJOSTEDT (Y.). — Revision der Termiten Afrikas (*Svenska vet. Akad. Handl. série* **3**, **3**, p. 1-419).
1942. WILD (H.). — The vegetation of South Rhodesian termitaria (*Rhod. agric. Jl.*, **49**, p. 1-280).
1933. VAGELER (P.). — *An introduction to tropical soils*, Mc Millan, London, p. 1-240.
-

A REVISION OF ECITOPHILOUS DIAPRIID-GENUS *MIMOPRIA* HOLMGREN (HYM., PROCTOTRUPOIDEA)

Lubomir MASNER

(Institute of Biology ČSAV, dept. of Insect Pathology, Praha).

Acknowledgments

The author uses this opportunity to express his warmest thanks to Dr. Thomas Borgmeier/Rio de Janeiro/, Dr. Karl-Johan Heqvist/Statens Skogforskninginstitut, Stockholm/ and — last not least — to Prof. Dr. Hans Sachtleben/Deutsches Entomologisches Institut, Berlin/ for their kind lending of necessary type-materials and many valuable advice as well.

* * *

Numerous Diapriid-species are known to be in certain relation to ants. Some of them belong to so called inquilines, having practically no true relation to ants and being found in ant-nests only occasionally. On the other hand, we know a number of species which are closely associated with ants. These symphiles are often highly adapted to the habits of their hosts, and the adaptations are sometimes of "active character" when e. g. the wings of wasps are bitten off by ants-protectors. This feature called "mutilation" (Ferrière, 1929), is widely distributed among myrmecophilous Diapriids and has caused also some errors in the taxonomy. So it happened for instance that a certain genus was twice described—first as apterous and later on again after the discovery of the rare holopterous form. This is a case of *Atrichopria* Kieff. and partially also of *Kiefferopria* Brèthes, both being discussed below.

Mimopria Holmgren 1908.

1908. *Mimopria* (type-species *M. ecitophila* Holmgren), Holmgren in: Zool. Anz., 33: 346-347, figs.
1910. *Atrichopria* Kieffer (type-species *A. rufa* Kieffer), Kieffer in: Ent. Rundsch., 27: 53- syn. n.
1927. *Kiefferopria* Brèthes (type-species *K. horni* Brèthes), Brèthes in: Ent. Mitt., 16: 533-534, fig. syn. n.

The genus *Mimopria* Holmgren was proposed formerly as monotypic

for *M. ecitophila* Holmgr. This genus was known as exclusively apterous and so it happened that Kieffer (1910) two years later described it once again but in holopterous form under the name *Atrichopria* Kieff. Indeed, both type-species—*ecitophila* Holmgr. and *rufa* Kieff.—are conspecific. As a further synonym must be considered *Kiefferopria* Brèthes, unnecessarily proposed for typical *Mimopria*-species *horni* (Brèthes). Finally, Borgmeier (1939) described 4 new *Mimopria*-species from South-America, adding simultaneously valuable ecological dates. It is therefore evident that—by this way—the former Holmgren's conception of *Mimopria* has been somewhat changed. We have today within *Mimopria* also such species, which are predominantly sculptureless, lacking the typical thimble-like punctulation or granulation. In spite of that such species are to be considered as true representatives of this genus.

From the phylogenetic point of view, *Mimopria* Holmgr. is a typical derivative and highly specialized type among Diapriidæ. Its nearest relatives are ecitophilous *Philolestes* Kieffer, *Philolestoides* Ferrière and *Notoxopria* Kieffer, all of them being highly adapted to the nomadic life of their host-ants. Holmgren's (1908) suggestion regarding *Phaenopria* Ashm. to be the nearest relative genus to *Mimopria* Holmgr. seems not to be correct. There remains only the problem of males of *Mimopria* Holmgr. This genus was, up to now, known in female sex only. *Atrichopria seminigra* Kieffer—transferred in this paper to *Mimopria* Holmgr.—is evidently the first known *Mimopria*-male. On the other hand, it is rather difficult to separate *Mimopria* Holmgr. from *Philolestes* Kieffer (? *Notoxoides* Ashm.) when regarding the male sex. The author is—up to now—unable to find reliable generic characters for the separation of *Mimopria seminigra* (Kieffer) from the male of *Philolestes pronotalis* Borgmeier. The females of both genera are, however, easily separable on the basis of a different number of antennal joints. There are needed more reliable rearings and host-records in order to solve this peculiar problem.

In the following key were enclosed all *Mimopria*-species described up to now.

KEY TO THE SPECIES.

1. Mesoscutum dull, thimble-like granulated or punctured 2
- Mesoscutum mirror-like shining, never dull or punctured 4
2. Third antennal joint as long as two following combined. (Propodeum with no central as well as lateral carinæ, bearing no horns or teeth apically; petiolus distinctly arched dorsally, rounded, i. e. not carinated aside; second till fourth joints of tarsus I remarkably shortened; frons before the median ocellus not protruded in prominences):

M. ecitophila Holmgren (= *Atrichopria rufa* Kieffer n. syn. Peru, Bolivia, Brazil; associated with *Eciton hamatum* Fab.)

Third antennal joint distinctly shorter than two following combined . . 3

3. Eyes large (lateral aspect), longer than temples. (Mesoscutum with distinct lateral impressions posteriorly, i. e. no true parapsides present; propodeum with no central carina, but distinctly carinated aside, protruded in 4 small teeth posteriorly, i. e. 2 teeth above and 2 below; petiolus flat dorsally, distinctly carinated aside; frons before ocelli protruded in 3 blunt prominences):

M. horni (Brèthes) n. comb. (*Kiefferopria Horni* Brèthes, Brazil; host-ant unknown).

Eyes smaller (lateral aspect), shorter than temples. (Mesoscutum without lateral impressions; propodeum finely rugose all over, with delicate irregular longitudinal wrinkle in the middle; posterior edge of propodeum with 4 small teeth; petiolus flat dorsally, irregularly carinated aside; frons before ocelli with 3 blunt prominences):

M. comes Borgmeier [Brazil; associated with *Eciton schlechtendali* Mayr, *Nomamyrmex esenbeckii* (Westw.), *Labidus coecus* (Latr.)].

4. Male—antenna 14jointed, joints with long erect bristles arranged in whorls. (Black, antenna black-brown, scape and pedicellus reddish-yellow; legs reddish-yellow, femora and tibiæ partially dark-brown; petiolus reddish-yellow, gaster dark reddish-brown; thorax excepting mesoscutum dull and finely leather-like sculptured):

M. seminigra (Kieffer) n. comb. (*Atrichopria seminigra* Kieffer; Peru; host-ant unknown).

Female—antenna 12jointed with more or less abrupted club 5

5. Posterior margin of temples with a narrow stripe of short dense golden hairs. (Propodeum with a strong longitudinal carina; lateral carinæ not much distinct because of dense pilosity on the sides of propodeum; posterior edge of propodeum blunt, with no distinct teeth; petiolus nearly flat dorsally, with feeble carinæ aside; frons before ocelli with no prominences):

M. barbata Borgmeier [Brazil; associated with *Nomamyrmex esenbeckii* (Westw.)].

Posterior margin of temples perfectly bare 6

6. Antennal club 5jointed. (Smooth, mirror-like shining; metapleuræ, metanotum, propodeum and petiolus partially thimble-like punctured):

M. pentatoma Borgmeier (Brazil; associated with *Eciton goeldii* Forel).

Antennal club 6jointed. (Like preceding species differing from it only in shape of antennal club):

M. splendens Borgmeier (Brazil; associated with *Eciton goeldii* Forel).

DISCUSSION ON THE SPECIES.

Mimopria ecitophila Holmgren 1908.

1908. *M. ecitophila* Holmgren in: Zool. Anz., 33: 346-347, fig.

1910. *Atrichopria rufa* Kieffer in: Ent. Rundsch., 27: 53- n. syn.

A cotype of this species which was checked by the author is labelled by following inscriptions: "77,59"; "*Mimopria ecitophila* Holmgr., cotype" (!); "Chaquimayo, Peru, 1/1 05, Holmgren, *E. hamatum*"; red label "Cotype"; label with a soldier of *E. hamatum* Fabr. (Cotype deposited in Swedish Museum of Natural History Stockholm).

Unfortunately, the location of the type of *Atrichopria rufa* Kieffer is unknown to the author. Nevertheless, on the basis of Kieffer's description the conspecificity of both species is evident. Further, there remains to solve the question as to wheather *M. seminigra* (Kieffer) is not a mere male to *M. ecitophila* Holmgren. Both species were taken simultaneously on the same locality (Peru, Marcapata-Tal in Dept. Cuzco, 1 000 m a. s. l.), but on the other hand, there exist several important morphological differences, some of them being supposed to be more than of mere sex-dimorphic character.

M. ecitophila Holmgren is a very typical species which is to be ranged in a group of species, characterized by the body entirely thimble-like punctured (excluding the gaster) like in *M. comes* Borgmeier and *M. horni* (Brèthes). It is a true ecitophilous species strongly adapted to the nomadic life of its host-ant. The striking apterism is of secondary character; wings are bitten off by ants like in European myrmecophilous *Solenopsia imitatrix* Wasm. and *Lepidopria pedestris* Kieff.

Holmgren's description is thorough enough and corresponds with the cotype examined with exception of the data concerning the scutellar pit. Contrary to the Holmgren's description the same is present and well developed, being transverse, somewhat arched, rather deep and longitudinally crenulated on the bottom.

Mimopria horni (Brèthes 1927) n. comb.

1927. *Kiefferopria Horni* Brèthes in: Ent. Mitt., 16: 333-334.

The holotype labelled: "Dtsch. Entomol. Institute Berlin"; red label "Typus"; "type."; "*Kiefferopria Horni* Brèthes, Brèthes det. 1926"; "Emery det."; "Arp. dedic."; "Esp. ir. Sant 10 X. 1920—II—1921". Holotype pinned, partially destroyed. Deposited in Deutsches Ent. Inst., Berlin.

There is no reason to separate this species in an independent genus. Characters given by Brèthes (1927) for separation of *Mimopria* Holmgr. are not of generic value and this was most probably caused by the fact that Brèthes has not seen any species of *Mimopria* Holmgr. The alleged specific sculpture in *M. horni* (Brèthes) is only one of several modifications found within *Mimopria* Holmgr., and—according to author's opinion—practically the same as in the cotype of *M. ecitophila* Holmgr. (type-species) or *M. comes* Borgmeier. It is worth to notice that no actual parapsides occur in *M. horni* (Brèthes), although Brèthes states they do occur! It seems that Brèthes has interchanged two terms: lateral impres-

sions instead of parapsides. In *M. horni* (Brèthes) there are typical lateral impressions indicated by finely declivous areas separating scapulae from the central portion of mesoscutum.

Nothing is known about the habits of this species. The holotype examined is a holopterous female, which was probably taken while migrating from one *Eciton*-nest to an other. This feature has been recorded already in European myrmecophilous *Solenopsia imitatrix* Wasm. (Gösswald, 1929; Masner, 1957).

From the taxonomic point of view, *M. horni* (Brèthes) is closely related with *M. comes* Borgmeier, differing from it by characters given in the key.

Mimopria comes Borgmeier 1939.

1939. *M. comes* Borgmeier in: Rev. de Entomologia, 10: 532-534, figs.

A cotype labelled: "Cotypus"; "*Mimopria comes* Borgm. ♀, Borgmeier det."; "By *Eciton* (*Nomamyrmex*) *esenbecki* Westw." (!); "Brazilia, Campinas, Goias, Schwarzmaier lgt.". Cotype in: Coll. Nat. Mus. Praha (coll. L. Masner).

A typical *Mimopria*—species related to both *M. ecitophila* Holmgr. and *M. horni* (Brèthes). A high number of host-ants is remarkable (*Labidus coecus* (Latr.), *Nomamyrmex esenbeckii* (Westw.), *Eciton schlechtendali* Mayr). Also in this species a holopterous specimen was found (Borgmeier, 1939: 533). In spite of a great number of females which has been obtained, not a single male is known up to now.

Mimopria seminigra (Kieffer 1910) n. comb.

1910. *Atrichopria seminigra* Kieffer in: Ent. Rundsch. 27:53.

Unfortunately, the holotype is not available because of its unknown location; nevertheless, it is a true *Mimopria*-species, and, owing to polished head an mesoscutum, related to *M. splendens* Borgm. and *M. pentatoma* Borgm. The possible identity with *M. ecitophila* Holmgr. is discussed above. This problem remains unsolved until some host-records will be available.

Mimopria barbata Borgmeier 1939.

1939. *M. barbata* Borgmeier in: Rev. de Entomologia, 10: 534, figs.

A cotype labelled: "Cotypus"; "*Mimopria barbata* Borgmeier, ♀, Borgmeier det."; "Bei *Eciton* (*Nomamyrmex*) *esenbecki* Westw." (!); "Brazilia, Campinas, Goias, Schwarzmaier lgt.". Cotype deposited in Coll. Nat. Mus., Praha (coll. L. Masner).

A very remarkable species, forming a transition to the *splendens*-

pentatoma group. The golden hairy ring on the temples proves again the typical symphylic species (conf. similar homologous organs in *Tetrapria*-species).

Mimopria splendens Borgmeier 1939.

1939. *M. splendens* Borgmeier in: Rev. de Entomologia, 10: 534-535, figs.

This and the following species represent the most derivated group within *Mimopria* Holmgr. Practically the entire surface of the body is sculptureless, excepting small areas surrounding the propodeum.

Mimopria pentatoma Borgmeier 1939.

1939. *M. pentatoma* Borgmeier in: Rev. de Entomologia, 10: 535, figs.

Like preceding species, represents a derived type within *Mimopria* Holmgr. Very close to the foregoing one, being perhaps only a variety of it.

Summary.

The present study summarizes the today's knowledge of the genus *Mimopria* Holmgr. The synonymy of the genus is discussed. *Atrichopria* Kieffer and *Kiefferopria* Brèthes are considered synonyms of *Mimopria* Holmgr. *Atrichopria rufa* Kieffer is considered synonym of *Mimopria ecitophila* Holmgr. *Kiefferopria horni* Brèthes and *Atrichopria seminigra* Kieff. are transferred herewith in *Mimopria* Holmgr. New key of *Mimopria*-species described up to now is attached.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit faßt unser heutiges Wissen über die Gattung *Mimopria* Holmgr. zusammen. Die Synonymie der Gattung wird diskutiert, *Atrichopria* Kieffer und *Kiefferopria* Brèthes werden als Synonyme zu *Mimopria* aufgefaßt. *Atrichopria rufa* Kieffer wird für ein Synonym von *Mimopria ecitophila* Holmgr. gehalten. *Kiefferopria horni* Brèthes und *Atrichopria seminigra* Kieff. werden in die Gattung *Mimopria* Holmgr. überführt. Ein neuer Bestimmungsschlüssel der bis jetzt beschriebenen *Mimopria*-Arten ist beigelegt.

REFERENCES.

1939. BORGMEIER (T.). — Sobre algunos Diapriídeos myrmecófilos, principalmente do Brasil /Hym. Diapriidae/ (*Rev. de Entomologia*, **10**, p. 530-545).
1927. BRÈTHES (J.). — Hyménoptères Sud-Américains du Deutsches Entomologisches Institut : Terebrantia (*Entomolog. Mitt.*, **16**, p. 334).
1929. FERRIÈRE (CH.). — Nouveaux Diapriides du Brésil, hôtes des Eciton (*Zool. Anz.*, **82**, p. 156-171).
1929. GÖSSWALD (K.). — Ueber geflügelte Exemplare von *Solenopsia imitatrix* Wasm. (*Zool. Anz.*, **85**, p. 111-112).
1908. HOLMGREN (N.). — Ueber einige myrmecophile Insecten aus Bolivia und Peru (*Zool. Anz.*, **35**, p. 346-347).
1916. KIEFFER (J. J.). — Diapriidae (*Das Tierreich*, **44**, p. 1-627).
1923. MANN (W. M.). — Two Serphoid guests of Eciton (*Proc. Ent. Soc. Washington*, **25**, p. 181-182).
1957. MASNER (L.). — First preliminary report on the occurrence of the genera of the group Proctotrupoidea from Czechoslovakia /Second part - superfamily Proctotrupoidea s. str./ (*Acta faun. Mus. Nat. Pragae*, **2**, p. 83-107).
-

LES ÉCHANGES TROPHALLACTIQUES PROCTODÉAUX
CHEZ LA FOURMI
DOLICHODERUS QUADRIPUNCTATUS
(HYMÉNOPTÈRE-FORMICOIDEA)

par

Claude TOROSSIAN

(Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences de Toulouse).

INTRODUCTION

A la suite d'une première série d'observations et d'expériences, nous avons décrit l'émission d'un aliment proctodéal dans des colonies de la fourmi *Dolichoderus Quadripunctatus*, exclusivement composées d'ouvrières élevant du couvain de mâle. Dans une seconde série d'observations entreprises à titre comparatif sur des colonies avec reine, élevant du couvain d'ouvrières, nous avons retrouvé les mêmes échanges trophallactiques proctodéaux, mais distribués aux membres de la colonie selon des règles différentes. Les observations faites sur 19 colonies mises en expérience dans un appareil entretenant localement des températures relativement élevées voisines de l'optimum thermique nous ont montré que l'Aliment Proctodéal est distribué en deux étapes.

— *Au cours d'une première période*, il est distribué précocement et régulièrement à la reine et plus épisodiquement aux ouvrières. Cette période débute avec la reprise du cycle de ponte de la femelle.

— *Au cours d'une deuxième période*, l'Aliment Proctodéal est distribué très régulièrement aux larves — excepté celles du 1^{er} stade — et à tous les membres de la colonie. Cette période débute avec l'apparition des larves des stades II et III.

1^o Distribution précoce de l'aliment proctodéal.

On observe des échanges trophallactiques proctodéaux, réalisés dans des colonies avec femelle, dès la fin de l'état d'hibernation.

La reprise d'activité se manifeste en premier lieu chez les ouvrières par une grande agitation. Il n'y a pas de déplacements très rapides dans le nid (car *Dolichoderus quadripunctatus* est une fourmi relativement indolente), mais une grande activité de nettoyages et de léchages individuels ou collectifs, accompagnés ou non de reploiements très brefs de l'abdomen vers le bas.

La femelle est peu à peu gagnée par cette agitation et sans s'éloigner beaucoup des quelques œufs (12-15) qu'elle peut avoir déjà pondus, agitant ses antennes en tous sens, rencontre très rapidement une ouvrière errante. Il s'établit aussitôt un « contact antennal » entre la reine et l'ou-

rière. La reine croise et recroise ses antennes avec celles de l'ouvrière, sur la partie supérieure de la tête et autour de la région buccale. L'ouvrière, dans beaucoup de cas, répond aussitôt par les mêmes caresses, qui se poursuivent ainsi pendant un temps compris entre 8 et 60 secondes. Ces caresses, débutant sur un rythme assez lent, peuvent s'accélérer ensuite. Elles peuvent également s'accompagner de mouvements très rapides des palpes maxillaires et labiaux.

Ainsi sollicitée, l'ouvrière répond généralement de façon positive et, recourbant son abdomen (fig. 1), émet une gouttelette proctodéale (fig. 2). Puis l'ouvrière donneuse se redresse après avoir au préalable saisi la gouttelette entre ses mandibules. (Toutes ces manœuvres n'excèdent pas 2 à 3 secondes en général). Au cours de l'étape suivante, l'ouvrière donneuse reste parfaitement immobile, tenant entre ses mandibules la gouttelette proctodéale; seules ses antennes peuvent remuer très faiblement (fig. 3).

La femelle se rapproche ensuite et applique sa bouche *mandibules fermées* sur la gouttelette (fig. 4), qu'elle absorbe complètement en 7-15 secondes environ.

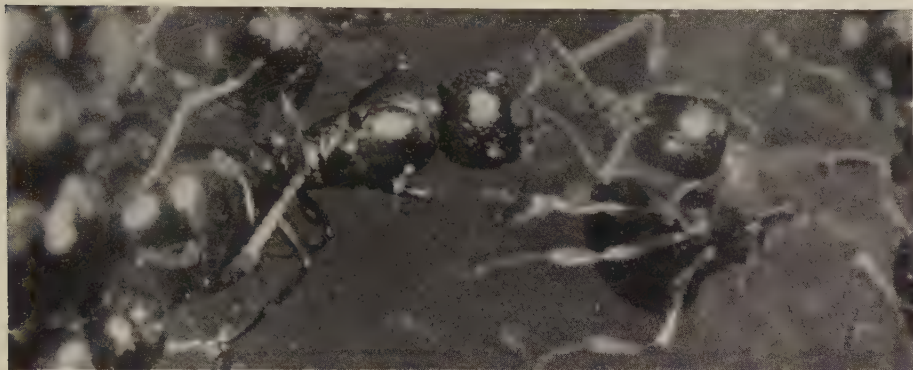
Ces échanges trophallactiques proctodéaux apparaissent comme fort importants dans la nourriture de la femelle au début de son cycle de ponte. (Une femelle a reçu par exemple 11 gouttelettes proctodéales en 34 minutes, soit en moyenne pour cette période une gouttelette toutes les 3 minutes.)

Il convient de noter cependant que les sollicitations de la reine ne sont pas obligatoirement suivies d'effet et que l'ouvrière donneuse pressentie par la reine peut fort bien rompre le contact antennal au bout de quelques secondes et se séparer de la femelle sans avoir au préalable émis à son intention la gouttelette proctodéale.

LES OUVRIÈRES de la colonie, dans le même temps, peuvent bénéficier elles aussi de l'aliment proctodéal en « volant » la gouttelette normalement destinée à la reine. Elles mettent à profit pour l'exécution de ce « détournement de nourriture » l'immobilité quasi absolue de l'ouvrière donneuse lorsqu'elle saisit la gouttelette entre ses mandibules et l'inertie relative de la femelle, qui met parfois plusieurs secondes pour appliquer sa bouche sur celle de l'ouvrière donneuse.

— Ces mêmes ouvrières peuvent cependant obtenir l'aliment proctodéal d'une façon normale, c'est-à-dire après des sollicitations antennales pressantes et prolongées (pas toujours suivies d'effet).

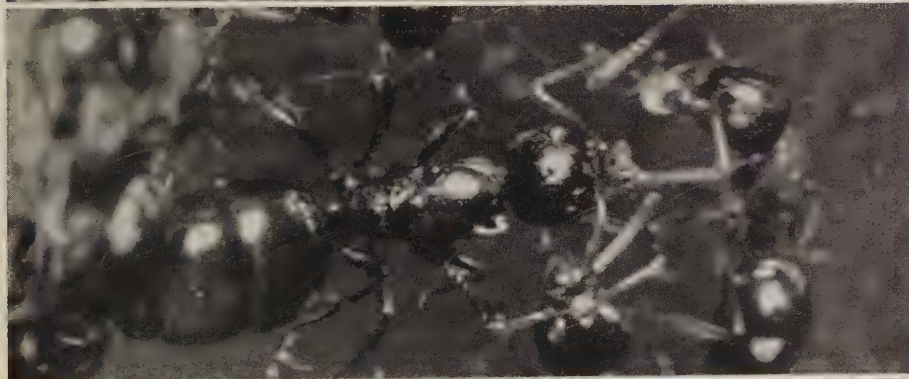
— L'ouvrière donneuse peut même être assaillie simultanément par deux ou trois ouvrières quémandeuses. Le petit groupe ainsi formé entre en communications antennales et, dans un certain nombre de cas, après quelques secondes, une des ouvrières, recourbant son abdomen, émet une gouttelette proctodéale que les ouvrières quémandeuses absorbent aussitôt avec avidité.



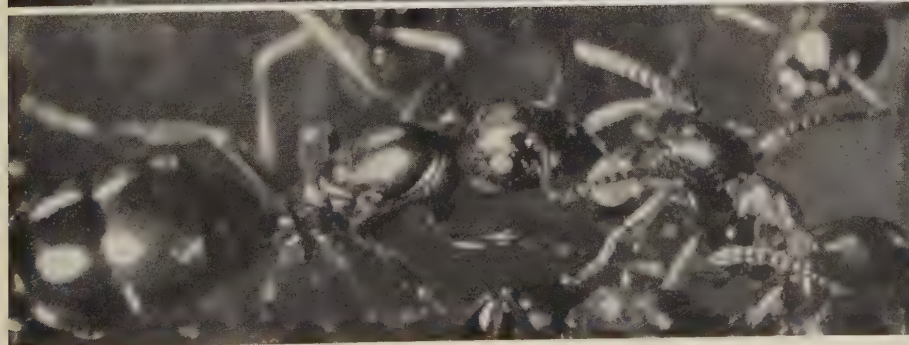
1



2



3



4

— Ces échanges proctodéaux réalisés au cours de cette première période dans le sens ouvrière → ouvrière paraissent cependant moins fréquents que ceux réalisés dans le sens ouvrière → reine, car les sollicitations antennales des ouvrières restent plus souvent sans résultats.

— En résumé, *en l'absence de toute larve, l'aliment proctodéal paraît destiné à l'usage essentiel, mais non exclusif de la reine*, car les ouvrières, seules productrices, l'émettent parfois à leur propre usage.

— L'aliment proctodéal paraît provoqué, dans le cas présent, par le début de la ponte, conséquence de la reprise d'activité de la colonie sortant d'hibernation.

2° Distribution régulière de l'aliment proctodéal au couvain et à tous les membres de la colonie.

L'apparition dans l'élevage des larves des deuxième et troisième stades marque le début d'une nouvelle période dans la distribution de l'aliment proctodéal, qui s'étend à tous les membres de la colonie.

— LES LARVES D'OUVRIÈRES, issues des œufs pondus par la reine, en sont les principales bénéficiaires. Le déroulement de l'opération est exactement semblable à celui que nous avons précédemment décrit à propos des larves de mâles issues de la ponte des ouvrières, et nourries par ces dernières.

— LES OUVRIÈRES, toujours très avides d'aliment proctodéal, s'en procurent des quantités appréciables par les vols qu'elles effectuent à l'encontre du couvain. Les larves existant souvent en grand nombre dans l'élevage, les vols deviennent une source notable d'aliment proctodéal pour les ouvrières.

— LES OUVRIÈRES peuvent cependant réaliser ces échanges proctodéaux pour leur seul profit, en l'absence de larves dans leur voisinage immédiat, selon le procédé classique déjà décrit (sollicitations antennales).

— Dans le même temps (présence de larves des différents stades dans l'élevage), *la reine* continue de recevoir l'aliment proctodéal, mais avec une fréquence moindre. Ses sollicitations restent, plus souvent que dans le premier cas, sans effet. Par ailleurs, nous ne l'avons jamais vue détourner à son profit la gouttelette posée sur la bouche d'une larve. La diminution apparente des échanges trophallactiques proctodéaux entre reine et ouvrière peut s'expliquer par le fait que les ouvrières sont, dans cette seconde période, sollicitées *sans arrêt*, par un couvain, souvent important, qu'elles nourrissent *essentiellement* avec l'aliment proctodéal.

De plus, à la fin de la période d'évolution des larves, un nombre croissant d'ouvrières n'émet plus la gouttelette proctodéale avec la même facilité. Il arrive même qu'après 8-10 tentatives restées vaines (recourbements de l'abdomen non suivis d'émission de gouttelettes) l'ouvrière donneuse rompe le contact antennal, et abandonne la larve, la femelle, ou l'ouvrière quémandeuse.

Tout se passe comme si la « source productrice » se tarissait *progressivement*.

— Enfin, les OUVRIÈRES NÉONATES non encore complètement pigmentées sont dès leur naissance nourries avec l'aliment proctodéal d'autant plus abondamment qu'elles sont plus jeunes.

3^o Conclusions.

De toutes ces observations portant sur des colonies avec femelle élevant du couvain d'ouvrières, et des colonies sans femelle élevant du couvain mâle, nous pouvons essayer de dégager les caractères essentiels *des échanges trophallactiques proctodéaux* tels qu'ils peuvent s'observer chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*.

1^o Les échanges trophallactiques proctodéaux s'observent dans la fourmilière *en relation avec le cycle biologique de la colonie* (pendant la période d'évolution du couvain).

Ils apparaissent comme étant fondamentalement *saisonniers*, car le cycle de *Dolichoderus quadripunctatus* comporte une période dépourvue de couvain, étalée sur une grande partie de l'automne, tout l'hiver et le début du printemps.

2^o *Le stimulus responsable* de leur déclenchement paraît être :

— dans le cas de colonie avec reine *la reprise de la ponte* par cette dernière (l'apparition des larves des deuxième et troisième stades marquant, par ailleurs, une nouvelle étape dans la généralisation des échanges proctodéaux) ;

— dans le cas de colonies sans reine, la présence de larves du stade III dans l'élevage.

3^o L'aliment proctodéal *exclusivement produit par les ouvrières* est distribué aux larves et aux individus adultes qui composent la colonie.

4^o *Les adultes nouvellement éclos* (mâles, ouvrières) reçoivent une part d'aliment proctodéal d'autant plus importante quantitativement qu'ils sont plus jeunes.

Les échanges trophallactiques proctodéaux occupent donc en définitive *une place extrêmement importante dans l'activité trophique de la colonie* de *Dolichoderus quadripunctatus*.

Summary.

The colony of ant *Dolichoderus quadripunctatus* allows the observation of proctodeals trophallactic exchanges.

Those exchanges are very important in the trophic activity of the colony. They are seasonal, in relation with the biological cycle. They are observable essentially during the evolution time of larvae.

In colony wich exclusively are composed with workers, they are loosed by the presence of second and third larvals stages.

In colony with queen, proctodeals exchanges are loosed by the retaking of oviposition cycle by the female.

They are bound to the female at first, and after, secondary to the workers. With the apparition of second and third larvals stages, the proctodeal food is generalized at the differents units of the colony (larva and adult).

Proctodeal food is produced exclusively by workers. It is the principal form of larvae's food, important form for the female, and less for the workers.

Zusammenfassung.

Die Ameisenhaufen des *Dolichoderus Quadripunctatus* typus erlauben es, die trophällactischen proctodealen Stoffwechsel zu beobachten.

Diese Stoffwechsel sind in der trophischen Tötigkeit des Ameisenvolkes sehr wichtig. Sie sind an den Jahreszeiten gebunden, hängen mit dem biologischen Zyklus zusammen und treten wesentlich in der Entwicklungsperiode der Brut zum Vorschein.

In den Kolonien, die anschliesslich aus Arbeitsameisen bestehen, scheint es, als ob die Gegenwart von Larven der 2. und 3. Stufe diese Stoffwechsel hervorriefe.

In den Völkern mit einer Königin werden sie durch die Wiederaufnahme der Legetätigkeit herbeigeführt. Dann sind sie hauptsächlich den Arbeitsameisen bestimmt. Sobald die Larven der 2. und 3. Stufe erscheinen wird die proctodeale Nahrung in denselben Kolonien mit Königin allen Mitgliedern der ganzen Gemeinschaft (d. h. Larven und Erwachsenen) zuteil.

Endlich wird die proctodeale Nahrung nur von den Arbeitsameisen erzeugt. Sie ist die hauptsächlichliche Speisungsform der Brut; aber sie ist ausserdem eine sehr wichtige Ernährungsweise für das Weibchen und eine minder wichtige für die Arbeitsameisen.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

1921. FOREL (A.). — *Le Monde Social des fourmis* (Kundig, Genève).
 1951. LE MASNE (G.). — Échanges de nourriture, Trophallaxie et transports mutuels chez les fourmis (in: *Traité de Zoologie* de P.-P. GRASSÉ, t. X, F. II).
 1952. RAIGNIER (A.). — *Vie et mœurs des fourmis* (Payot).
 1958. TOROSSIAN (CL.). — L'Aliment Proctodéal chez la fourmi « *Dolichoderus quadripunctatus* » (*C. R. Ac. Sciences*, **246**, p. 3524-3526).
 1926. WHEELER (W. M.). — *Les Sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution* (Paris, Doin).

CHANGES IN THE RETRO-CEREBRAL ENDOCRINE SYSTEM OF LARVAE OF *MYRMICA*, AND THEIR RELATION TO LARVAL GROWTH AND DEVELOPMENT

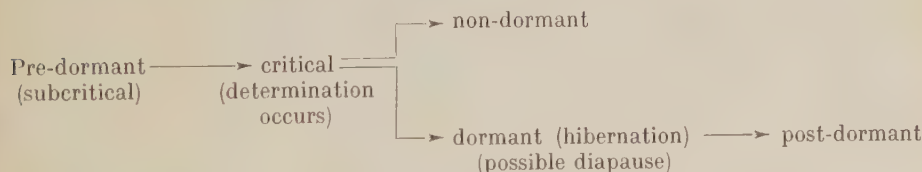
by J. S. WEIR

(Carnegie Research Student, Zoology Department, Glasgow University*.)

INTRODUCTION

The retro-cerebral endocrine complex is recognised to control growth and development in many groups of insects. Consequently the anatomy and histology of this system in larvae of *Myrmica* was investigated during experimental work on populations of *Myrmica* carried out in the Zoology Department at Glasgow University during 1951-1952. Colonies of the ant *Myrmica rubra microgyna* as described by Brian and Brian (1949, 1955) were used, and were collected in the West of Scotland.

The significance of this investigation was as follows: Brian (1951, 1954, 1955 a, 1955 b) has shown two possible paths of female larval development in *Myrmica*. Larvae produced in the summer may be overwintered (as "dormant" larvae) and pupate the following spring ("post-dormant" larvae). Some larvae produced in the spring or early summer may pupate later in the same summer. (Development via "non-dormancy"). The causes of this developmental duality have been investigated by Weir (1958 ; 1959 a, b, c). A "critical" stage in larval growth at which larvae become "determined" for one or other of these types of development has been described. Larvae prior to this critical stage have been designated "pre-dormant" or "subcritical". These terms can be related diagrammatically as follows:



This paper attempts to relate these experimental observations on larval growth and development with the condition of the components of the retro-cerebral endocrine complex.

METHODS

All larvae used were near the critical stage in the third instar. Anatomical structures are described both from reconstructions of serial sections and from the examination of stained preparations of all or part of the larvae. Specimens were fixed in Dubosq-

* (Now of the Zoology Department, University College, Salisbury, Southern Rhodesia.)

Brasil, embedded in Ester Wax (Steedman, 1947), sectioned at various thicknesses between 4 μ and 10 μ , and stained with Masson's Trichrome, Mallorys Triple stain, or Ehrlich's haematoxylin.

The terminology used by Cazal (1948) has been adopted for the structures of the retro-cerebral complex, and that of Snodgrass (1935) is followed in description of the structures of the head and brain.

ANATOMY OF THE RETRO-CEREBRAL ENDOCRINE COMPLEX

The structures observed and their relations are similar to those described by Hanstrom (1942) and Cazal (1948) from a number of Hymenoptera. The general structure of the head is shown in Figures 1 and 2 in semi-diagrammatic form, representing a larva at the critical stage in development.

The suboesophageal commissures along with the circumoesophageal commissures run forward between the groups of pharyngeal muscles before separating to pass downwards below the pharynx. The two circum-

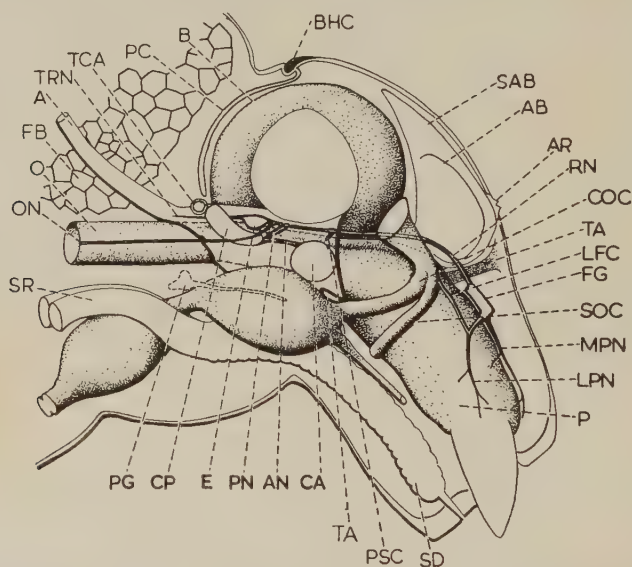


FIG. 1. — Diagrammatic lateral view of the anterior portion of a larva at the critical stage in the third instar. The right lobe of the brain has been removed to expose underlying structures. Much of the general cephalic musculature has been omitted.

A, aorta; AB, antennal bud; AN, allatal nerve; AR, antennal rudiment; B, brain; BHC, posterior border of head capsule; CA, corpus allatum; COC, circumoesophageal commissure; CP, corpus paracardiacum; DM, dark staining material; E, expansion of recurrent nerve; FB, fat body; FG, frontal ganglion; GW, gut wall; LFC, labro-frontal connective; LPN, lateral pharyngeal nerve; LTT, lateral tracheal trunk; MPN, median pharyngeal nerve; O, oesophagus; ON, Oesophageal nerve; P, pharynx; PC, post-cephalic hypodermal fold; PG, peritracheal gland; PN, paracardiac nerve; PSC, possible paracardio-sympathetic connective; RN, recurrent nerve; SAB, sheath of antennal bud; SD, salivary duct; SOC, suboesophageal commissure; SOEG, suboesophageal ganglion; SR, salivary reservoir; T, trachea; TA, tentorial apodeme; TCA, trachea of cervical anastomosis; TN, transverse frontal nerve; TRN, termination of recurrent nerve.

oesophageal commissures pass backwards and meet, in the midline, the suboesophageal ganglion. From the most anterior points of the suboesophageal commissures, a pair of small nerves, the labro-frontal connectives of Casal, run forwards on either side of the pharynx (Fig. 1 and 2-LFC) and are connected anteriorly by a transverse nerve to the triangular frontal ganglion (Fig. 1 and 2-FG). From this transverse nerve two fine nerves (Fig. 1 and 2-LPN) are produced which ramify among the pharyngeal muscles as does an anterior median nerve (Fig. 1 and 2-MPN) from the

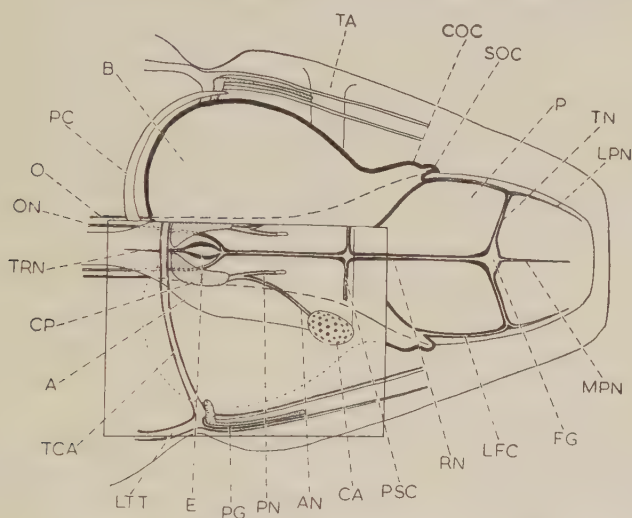


FIG. 2. — Plan of retrocerebral endocrine complex as seen from above. The right lobe of the brain has been removed within the square outlined to expose underlying organs. Much of the general cephalic structure (muscles and tracheae) has been omitted. Key to numerals as for fig. 1.

frontal ganglion. Running posteriorly from the frontal ganglion, along the dorsal surface of the oesophagus, is the recurrent nerve (Fig. 1 and 2-RN). It produces along its length a number of very small nerves which pass into the muscles of the pharynx and oesophagus. At the anterior end of the aorta (Fig. 1 and 2-A), which completely enfolds the oesophagus, a pair of small nerves (Fig. 1 and 2-PSC) are produced from the recurrent nerve and pass laterally each dividing into two branches.

Behind the pharyngeal muscles lie the corpora allata, two globular bodies enclosed by a fold of the aortal wall. From each corpus allatum the allatal nerve (Fig. 1 and 2-AN) runs posteriorly in the aortal wall, and becomes associated with the paracardiac nerve originating from the ventral surface of the brain (Fig. 1 and 2-PN). The identities of these two nerves are lost in the body of the corpus paracardiacum (Fig. 1 and 2-CP). The paired corpora paracardiacum lie in the aortal wall, in close association with the cervical anastomosis of the lateral tracheal trunks (Fig. 1 and 2-TCA). The corpora paracardiacum are at all times closely apposed to the

lower surface of the brain (Fig. 1 and 2-B). It is not possible to say with complete certainty that there is no other paracardiac nerve produced by the brain in this region.

In the region of the corpora paracardiaca the recurrent nerve develops a flattened ganglionic expansion over the dorsal surface of the oesophagus (Fig. 1 and 2-E) and from the anterior portion of this expansion or less frequently from the nerve itself are derived the two oesophageal nerves (Fig. 1 and 2-ON) which lie on either side of the oesophageal muscles. The median recurrent nerve quickly attenuates leaving only the two lateral nerves. The region of the cervical anastomosis is the region of attachment of a thin sheet of cuticle derived from the postero-dorsal margin of the head capsule. This, and the two folds of epidermis enclosing it, represent the rudiment in the larva of the posterior cervical region of the imaginal head capsule (Fig. 1 and 2-PC). It is therefore a region of some complexity, and considerable variability has been found among the structures, e.g. the corpora paracardiaca may or may not meet in the midline.

An apparent peritracheal gland lies ventro-laterally relative to these structures. It is a tenuous strand of cells (Fig. 1 and 2-PG) attached anteriorly to the epidermis near the corpus allatum, and is suspended throughout its length between two tracheae which continue the lateral tracheal trunks into the head. Throughout its length the thickness of the gland is normally two cells and rarely more than three. Posteriorly, however, it is expanded round the base of the cervical anastomosis.

The retro-cerebral complex in ants has been described previously by Janet (1899) (*Myrmica*), Nabert (1913) (*Lasius*), Hanström (1942) (*Aphaenogaster* and *Lasius*), and Cazal (1948) (*Aphaenogaster*, *Lasius* and *Camponotus*). These authors confined their investigations very largely to the adults, and few observations have been reported on larvae.

In the present investigation, no connection has been observed between the so-called sympathetic nervous system and the corpora allata, corpora paracardiaca, or associated structures. A paracardio-sympathetic anastomosis has been described in numerous groups of insects by Cazal (1948) amongst others, but Cazal does not describe such a structure in adult Hymenoptera, nor has any reference been found to such a connection. Cazal points out that there has been a reduction of the sympathetic nervous system in the Hymenoptera; e.g. the hypocerebral ganglion (present only in Symphyta and Formicoids). In imaginal ants examined by Cazal the hypocerebral ganglion is an expansion of the recurrent nerve which gives rise to the two oesophageal nerves. There is such an expansion in larvae of *Myrmica*. It might also be possible to homologise the basal expansion of the two collateral nerves previously described, with the hypocerebral ganglion, on the grounds that they represent the vestiges of the paracardiosympathetic connectives. The destination of these collateral nerves has not been established but they are developed where one might expect to find the paracardiosympathetic connectives.

The two paracardiac nerves described by Hanström (1942) in

Hymenoptera are not found by Cazal (1948) who describes only one pair with a double root in the brain. In the present work only one pair of nerves has been found, with a basal cerebral bifurcation, though the possibility of the existence of another pair of minute nerves to the paracardiaca cannot be excluded. Cazal did not trace the course of the two nerves inside the brain. This has been achieved in *Myrmica* larvae with respect to the inner root, nerve fibres of which appear to cross in the midline from one lobe of the brain to the other, eventually terminating in a group of cells on the posterior surface of the brain. From their position these cells appear to be equivalent to the median neurosecretory cells of the pars intercerebralis as described by Weyer (1935).

In *Camponotus* larvae examined by Cazal the corpora paracardiaca are described as very reduced, almost non-existent, while the corpora allata are large ovoid structures comparable in size with those of the imaginal insect. This description is typical also of *Myrmica* larvae, but only at certain stages of development. The actual sizes of these structures show considerable variations, concurrent with cytological changes which are described below.

HISTOLOGY OF THE RETRO-CEREBRAL ENDOCRINE COMPLEX

Hanström (1942) found differences in the volume of the corpus allatum between the castes of *Apis*. This difference was also detected by Cazal (1948) in adults of the ant *Aphaenogaster*. No difference has been detected in the volume of the corpus allatum of the female larvae examined. This is not surprising as so far as is known the larvae examined were either incapable of developing into queens (non-dormant brood) or, in post-dormant brood, as yet uncommitted to queen path development (Brian, 1954). Hanström (1942) and Cazal (1948) both refer to the characteristic nature of the hymenopterous allatum as a large globular structure with large deeply staining nuclei and chromophil cytoplasm. This is the characteristic appearance of the allatum. It is not characteristic of all developmental stages of dormant larvae and larvae in the first and second instars. After the critical developmental stage the allatal cytoplasm is reduced in bulk, less chromophil and the nuclei are clumped together. A further appearance which has occasionally been noted only at this stage is the presence of deeply staining granular inclusions within the body of the allatum.

Cazal refers to the contrast in staining reaction between the corpus paracardiacum and the corpus allatum and emphasises the typically chromophobe nature of the paracardiacum and its very reduced size. The reduction of the paracardiacum to the slight thickening of the aortal wall he describes is indeed seen in first and second instar larvae and in dormant larvae. At the critical developmental stage in non-dormant larvae, however, the corpus paracardiacum becomes greatly enlarged and the two

swollen bodies partly occlude the aorta which passes between the brain and the wall of the oesophagus (Fig. 3-CP). Sections of the paracardiaca

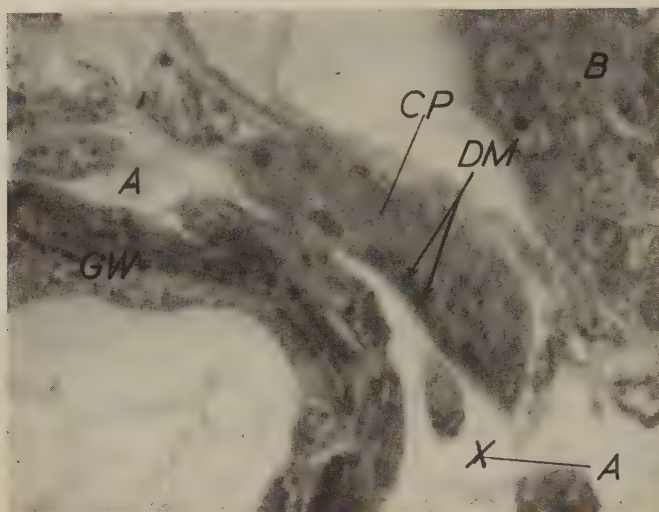


FIG. 3. — Section of the corpus paracardiacum to show dark staining material concentrated on its aortal side, and the general swollen appearance of the structure, partially occluding the aorta. Key as in fig. 1.

then show masses of deeply staining material lying along the side of the paracardiaca adjacent to the aorta (Fig. 3-NC).



FIG. 4. — Shows dark staining material within the combined paracardiac and allatal nerves. Key as in fig. 1.

Very few nuclei are visible at any time in the paracardiaca, which appears at all stages to be lacking in any definite organisation. The only

definite structure occasionally observed is a network of anastomosing fibrils. Fibrils have been noted in the paracardiaca and allata of numerous insects (Cazal, 1948).

At the anterior end of the corpus paracardiacum the associated paracardiac and allatal nerves pass along the aortal wall. Deeply staining material can be detected in the nerves when they are associated (Fig. 4-NC). It has not been definitely detected in the allatal nerve. The portion of the paracardiac nerve containing this material appears at times to be separated from the rest of the structure by a more or less clear gap of varying width within the body of the nerve. This may be due to the method of fixation. The deeply staining material has been traced, in the paracardiac nerve, to the brain. It may be presumed that this deeply staining material is equivalent to the "neurocolloid" of other authors.

The homologies of the peritracheal and prothoracic gland of various insects appear to be established. It is here a very tenuous elongate structure lying between the two main tracheae of the lateral trunk (Fig. 1 and 2 and Fig. 5-PG), which is quite insignificant until the onset of the critical developmental stage in non-dormant larvae. The general structure then becomes somewhat swollen, but no characteristic staining reaction is produced. Throughout most of its length (approx. 150-200 μ) the peritracheal gland is composed at any one point of only two or three cells.

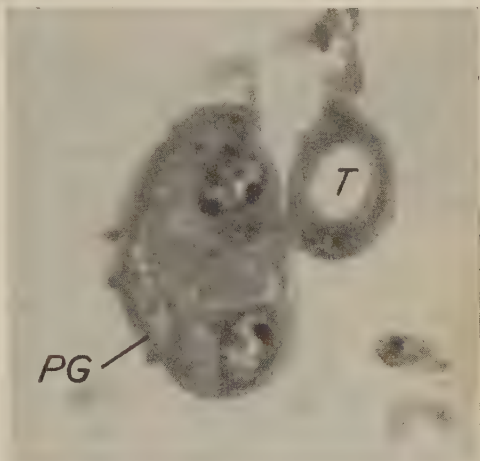


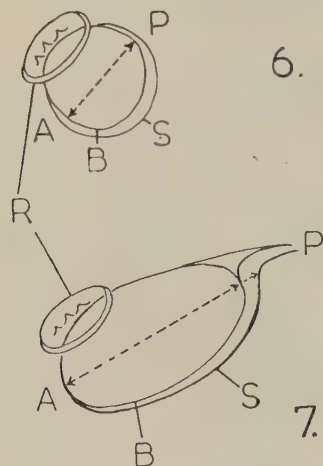
FIG. 5. — Shows a transverse section of the peritracheal gland of a critical stage larva. Key as in fig. 1.

IMAGINAL BUDS USED AS DEVELOPMENTAL MARKERS

Measurements of imaginal buds provide an index of larval development which is independent of the overall growth of the larva.

Developmental changes of the imaginal buds of the antennae have been studied with reference to the condition of the retro-cerebral complex. These buds are easy to measure in young larvae and show greater size increases than corresponding limb or wing buds. Observations have also been made on the position of the brain in relation to the larval head capsule. This measurement is less reliable in young larvae, since the relative positions of the head capsule and the brain may alter with

variations of pressure on the larva (e.g., when under examination on a microscope slide). As the larva develops, the position of the brain alters. The brain moves posteriorly and tends to leave the larval head capsule and comes to lie in creasingly in the prothorax (Fig. 1). The percentage of the brain which lies in the prothorax is noted in Table I.



FIGS. 6 AND 7. — Show the antennal bud of the larva in optical section. The upper figure (6) is that of the bud in a first instar larva. The lower figure (7) shows how both bud and sheath have elongated before the critical stage. The arrow shows the measurements actually made on the antennal bud.

A, anterior; B, bud; P, posterior; R, cuticular rudiment; S, sheath.

The position and relative size of the antennal bud in a critical stage larva is shown in Fig. 1. The subsequent development of this imaginal rudiment follows the general course described by Myser (1954) in *Apis*. In first and second instar larvae the antennal bud appears as a globular structure lying immediately below a circular sclerotised ring on the cuticle of the head capsule, enclosing two or three projections from the cuticular surface. This is the only evidence of any external antennal structure and has here been designated the antennal rudiment. The appearance of the antennal bud at this stage, as seen in optical section, is shown in Fig. 6. The bud itself is surrounded by a sheath derived from the hypodermal cells.

In the early third instar larva the bud elongates as does also the bulk of the sheath which comes to lie posteriorly to the bud, on the anterior surface of the brain (Fig. 1 and 7). While the bud is in this condition the critical developmental stage is reached, and is definable as the condition in which the maximal length of the bud in optical section (as seen from the side) is 0.105 mm., and the thickness of the sheath in optical section (behind the bud) is 0.015 mm.

It is of interest to note that sections of the antennal bud at all developmental stages show the presence of a fine cuticular membrane lying between the sheath and the bud itself, and attached to the hypodermal cuticle (Fig. 8). The thickness of this membrane lies between $0.5\ \mu$ —and the limit of optical resolution. It is present also in the imaginal buds of the wing and the leg. Preliminary examination of the relevant



FIG. 8. — Shows the antennal bud of critical stage larva in cross section.

B, bud; M, cuticular membrane between sheath and bud; S, sheath.

literature has failed to reveal any previous description of such a structure in insects.

CONCLUSIONS

This investigation was intended to reveal any cytological evidence bearing on the problem of larval growth and development in relation to non-dormancy, dormancy and the possible incidence of diapause in female larvae of *Myrmica*.

The present results demonstrate the periodic production of a deeply staining material, probably "neurocolloid", characteristic of such systems. No qualitative differences have been detected at metamorphosis between dormant and non-dormant larvae. No quantitative differences have

TABLE I

	POSITION OF BRAIN.	CONDITION OF ANTENNAL BUD. (1 unit = .00294 mm.).	CONDITION OF CORPORA PARACARDIACA	CONDITION OF CORPORA ALLATA.	CONDITION OF PERITRACHEAL GLAND.
Larvæ in dormancy.	Position between 0.0 out of the head and 0.6 out of the head.	Structure as at critical stage. Size between 27 units and 40 (including sheath length).	Slight thickening of aorta wall. No definite staining reaction.	Large globular strongly chromophil cells with much cytoplasm.	Tenuous strand of cells. No distinctive staining reaction.
Young larvæ (2nd or early 3rd instar).	Position between 0.0 and 0.6 out of the head.	Size between 15 and 35 units in length (including sheath length).	Thickening of the aorta wall. No definite staining reaction.	Large globular strongly chromophil cells with much cytoplasm.	Tenuous strand of cells. No distinctive staining reaction.
Larvæ at critical stage.	Position between 0.5 and 0.6 out of head.	Size 40 units (including sheath length).	Swollen. Partially occludes the aorta. Shows "neurocolloid" reaction very strongly.	Apparent size decrease. Loss of chromophil reaction, and decrease in cytoplasm.	Tenuous strand of cells. No distinctive staining reaction.
Larvae at postcritical stage.	Brain more than 0.6 out of the head.	Elongated and starting to segment. Length up to 150 units (including sheath length).	Large. Still partly occludes aorta. "Neurocolloid" still present.	Same size ranges as in critical condition. Loss of chromophil reaction.	Cells somewhat swollen, with cytoplasmic vacuoles. No definite staining reaction.

been noted. The question has arisen whether a condition of diapause or dormancy exists in these larvae. Experimental evidence, which will be described elsewhere, shows that if diapause and dormancy coexist, they may both be encountered in a series of larvae in late autumn, if the series includes the complete larval size range. Investigation has failed to reveal any qualitative differences between large larvae and small larvae in the late autumn or at the critical developmental stage. The possibility of quantitative differences in the amount of "neurocolloid" produced or in the bulk of the corpus allatum should not be overlooked. It is possible that differences in the bulk of the corpus allatum are related, even in the pre-dormant larva, to the bulk of the individual. Quantitative differences over a period of time would not be detectable by these methods, and microinjection and microdissection would be essential to demonstrate their occurrence. Microinjection techniques here proved unsuccessful.

It can be said that no qualitative differences of any kind have been observed between the different types of larvae, when considered in the same developmental condition. Differences have, however, been detected between larvae at different developmental stages. These are shown in Table I.

It is apparent from this table that the critical stage as described here may be characterised by the sudden appearance of deeply staining material (presumably "neurocolloid") in the corpora paracardiacae. This is contemporaneous with the initial detection, by measurement *in vivo*, of morphogenetic changes of the imaginal buds, leading to the onset of metamorphosis. The stage of development of the larva may be accurately determined by these measurements, and experiment has shown that once these morphogenetic changes have been detected in a post-critical non-dormant larva, it will, in every case, if provided with a suitable environment, undergo metamorphosis within a short period of time. Therefore it can be said that the time of appearance of this "neurocolloid" in the corpus paracardiacum is the earliest detectable indication of secretory activity in the neurosecretory cells of the brain. Such secretory activity is the first step in the chain which leads, via the prothoracic glands, to the initiation of growth and development in the imaginal rudiments of the larva. Similarly the critical nature of this stage in relation to the induction or non-induction of dormancy is apparent. If the larva is to become dormant, such dormancy must be induced before the initiation of neurosecretion in the brain. It seems in fact that "dormancy" may only imply the postponement of such neurosecretion for a certain length of time. The problem of whether diapause does or does not occur at this stage revolves round the problem of how easily neurosecretion can be initiated during dormancy, i.e., how easily dormancy can be broken.

In a series of larvae in this condition, the occurrence of dormancy can then be diagnosed rapidly and without experimentation by reference to the condition of the developmental markers.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to the Carnegie Trust for the Universities of Scotland and to Professor C. M. Yonge and members of staff of the Zoology Department, Glasgow University; in particular to Mr. M. V. Brian and Dr. A. Fraser.

Summary.

1. The anatomy and histology of the retro-cerebral endocrine system of female larvae of the ant *Myrmica* have been described, and changes during development assessed from both aspects. These morphological and histological changes are comparable with those described in other groups of insects.
2. These anatomical and histological changes have been related to a critical developmental stage in the larva, which can be defined by developmental markers (imaginal rudiments).
3. This stage is critical since larvae reaching it may either develop towards pupation or become dormant, in which case development is temporarily halted.
4. It appears that in larvae reaching this stage neurosecretion may occur at once (whereupon larvae develop, via non-dormancy) or may be postponed (larvae become dormant).
5. The condition of dormancy in these larvae can be recognised by examination of developmental markers alone, without further experimentation.

Zusammenfassung.

1. Die Anatomie und Histologie des innersekretorischen Systems (Prothorax-Drüsen, corpora allata und neurosekretorische Zellen des Gehirns) der weiblichen Larven der Ameise *Myrmica* sind beschrieben worden und Veränderungen während des Entwicklungsprozesses sind von beiden Gesichtspunkten aus bewertet worden. Diese morphologischen und histologischen Veränderungen können mit denen in anderen Insektengruppen verglichen werden.
2. Diese anatomischen und histologischen Veränderungen sind mit einer kritischen, durch die Größe der Anlagen feststellbaren Etappe in der Larvenentwicklung in Beziehung gebracht worden.
3. Diese Etappe ist kritisch, weil die Larven, welche sie erreichen, sich entweder zu Puppen entwickeln können oder ruhen, in welchem Falle ihre Entwicklung vorübergehend aufgehalten wird.
4. Es scheint, dass bei Larven, welche diese Etappe erreichen, die Neurosekretion sofort eintreten kann (in welchen Falle die Entwicklung der Larven über den Zustand der Nichtruhe vor sich geht), oder, dass die Neurosekretion verschoben werden kann (d.h. die Larven ruhen).
5. Der Zustand der Ruhe kann bei diesen Larven durch Anlagen ohne weitere Experimente festgestellt werden.

Résumé.

L'anatomie et l'histologie du système endocrine rétro-cérébral de la larve femelle de la fourmi *Myrmica* ont été décrites, et les changements en cours de développement ont été évoqués sous ces deux aspects. Ces changements morphologiques et histologiques sont comparables à ceux constatés chez d'autres groupes d'Insectes.

Ces changements ont été mis en corrélation avec un stade critique de développement chez la larve ; il peut être indiqué par l'état des disques imaginaires.

Cette étape est critique car les larves qui l'atteignent peuvent, ou bien continuer leur évolution normale vers la pupaison, ou bien subir un arrêt temporaire de développement.

Il semblerait que chez les larves arrivées à cette étape, la neurosécrétion peut se produire immédiatement (la larve se développe alors sans interruption) ou être retardée (les larves passent alors à l'état de vie ralentie).

On peut reconnaître l'état de vie ralentie chez ces larves en examinant les disques imaginaires sans entreprendre d'expériences supplémentaires.

REFERENCES.

1951. BRIAN (M. V.). — Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica* (*Physiol. comp. et ecol.*, **2**, 248-262). — 1954. Studies on caste differentiation in *Myrmica rubra* L. I. The growth of queens and males (*Insectes sociaux*, **1**, 101-122). — 1955 a. Studies on caste differentiation in *Myrmica rubra* L. II. The growth of workers and intercastes (*Insectes sociaux*, **2**, 1-34). — 1955 b. Studies on caste differentiation in *Myrmica rubra* L. III. Larval dormancy, winter size and vernalisation (*Insectes sociaux*, **2**, 85-114).
1949. BRIAN (M. V.), BRIAN (A. D.). — Observations on the taxonomy of the ants *Myrmica rubra* L. and *M. laevinodis* Nylander (Hymenoptera : Formicidae) (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **100**, 393-409). — 1955. On the two forms macrogyna and microgyna of the ant *Myrmica rubra* L. (*Évolution*, **9**, 280-290).
1948. CAZAL (P.). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (*Bull. biol. Suppl.*, **32**, 1-227).
1942. HANSTRÖM (B.). — Die corpora cardiaca und corpora allata der Insekten (*Biol. Gen.*, **15**, 485-531).
1899. JANET (C.). — Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra* L.) (*Mem. Soc. Zool. Fr.*, **12**, 295-335).
1954. MYER (W. C.). — The larval and pupal development of the honey bee *Apis mellifera*, Linnaeus (*Ann. ent. Soc. Amer.*, **47**, 683-711).
1913. NABERT (A.). — Die Corpora Allata der Insekten (*Z. wiss. Zool.*, **104**, 181-358).
1935. SNODGRASS (R. E.). — *The Principles of Insect Morphology* (1st edition, New York).
1947. STEEDMAN (H. F.). — Ester wax; a new embedding medium (*Quart. J. microsc. Sci.*, **88**, 123-133).
1958. WEIR (J. S.). — The effect of temperature variation on queen oviposition and colony foundation in *Myrmica* (*J. ins. Physiol.*, **1**, 352-360). — 1959 a. Egg masses and early larval growth in the ant *Myrmica* (*Insectes sociaux*, **6** (in press)). — 1959 b. Interrelation of queen and worker oviposition in the ant *Myrmica* (*Physiol. Zool.*, 63-77). — 1959 c. The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the ant *Myrmica* (*Insectes sociaux*, **6** (in press)).
1935. WEYER (F.). — Ueber drusenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbienen, *Apis mellifica* (*Zool. Anz.*, **112**, 137-141).

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

ATHOL (D.), and W.-L. BROWN, Jr. — <i>Myrmecia inquilina</i> new species: the first parasite among the lower ants.....	13
AYRE (G. L.). — Food habits of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera: Formicidae) at Westbank, British Columbia.....	105
BROWN (W. L.). — Voir <i>Athol</i> (D.).	
CHAUVIN (R.). — Contribution à l'étude de la construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , II	1
CHAUVIN (R.). — La construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , III.....	307
ELLIS (P. E.). — Some factors influencing phase characters in the nymphs of the locust, <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. and F.).....	21
GRASSÉ (P.-P.). — La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez <i>Bellicositermes natalensis</i> et <i>Cubitermes</i> Sp. La théorie de la stigmergie : Essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs.....	41
HEINTZ (E.). — La question de la sensibilité des Abeilles à l'ultraviolet	223
KALSHOVEN (L. G. E.). — Observations on the nests of initial colonies of <i>Neoterms tectonae</i> Damm. in teak trees.....	231
KANNOWSKI (P.). — The flight activities and colony-founding behaviour of bog ants in southeastern Michigan.....	115
KASCHEF (A. H.). — The single strain of the egyptian Honeybee, <i>Apis mellifica fasciata</i> Latr.....	243
KASCHEF (A. H.). — The sensory physiology and behaviour of the Honeybee Louse <i>Braula coeca</i> Nitzsch (Diptera, Braulidae).....	313
LAMBINET (F.). — La glande mandibulaire du Termite à cou jaune (<i>Calotermes flavicollis</i>)	165
MALDAGUE (M.). — Analyse de sols et matériaux de termitières du Congo Belge.	343
MASNER (L.). — A revision of Ecitophilous Diapriid-Genus <i>Mimopria</i> Holmgren (Hym., Proctotrupeoidea)	361
NOIROT (C.). — Sur le nid et la biologie de <i>Macrotermes gilvus</i> Holmgr. dans les rizières du Cambodge	179
NOIROT (C.). — Les nids de <i>Globitermes sulphureus</i> Haviland au Cambodge.....	259
SIMPSON (J.). — Variation in the incidence of swarming among colonies of <i>Apis mellifera</i> , throughout the summer.....	85

TOROSSIAN (C.). — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hyménoptère Formicoidea).....	369
WEIR (J. S.). — Egg masses and early larval growth in <i>Myrmica</i>	187
WEIR (J. S.). — The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the Ant <i>Myrmica</i>	271
WEIR (J. S.). — Changes in the retro-cerebral endocrine system of larvæ of <i>Myrmica</i> , and their relation to larval growth and development.....	375
WILLIAMS (R. M. C.). — Flight and colony foundation in two <i>Cubitermes</i> species (Isoptera: Termitidae)	219
WILLIAMS (R. M. C.). — Colony development in <i>Cubitermes ugandensis</i> Fuller (Isoptera: Termitidae)	291

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME VI-1959

Numéro I

Contribution à l'étude de la construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , II, par RÉMY CHAUVIN	1
<i>Myrmecia inquilina</i> new species: the first parasite among the lower ants, by ATHOL DOUGLAS and W. L. BROWN, Jr	13
Some factors influencing phase characters in the nymphs of the locust, <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. and F.), by PEGGY E. ELLIS	21
La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez <i>Bellicositermes natalensis</i> et <i>Cubitermes</i> Sp. La théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs, par PIERRE-P. GRASSÉ.	41
Variation in the incidence of swarming among colonies of <i>Apis mellifera</i> , throughout the summer, by J. SIMPSON	85
Nouvelles de l'Union	101

Numéro II

Food habits of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera: Formicidae) at Westbank, British Columbia, by Gordon L. AYRE	105
The flight activities and colony-founding behavior of bog ants in southeastern Michigan, par Paul KANNOWSKI	115
La glande mandibulaire du Termite à cou jaune (<i>Calotermes flavicollis</i>), par François LAMBINET	165
Sur le nid et la biologie de <i>Macrotermes gilvus</i> Holmgr. dans les rizières du Cambodge, par Ch. NOIROT	179
Egg masses and early larval growth in <i>Myrmica</i> , by J. S. WEIR	187
Flight and colony foundation in two <i>Cubitermes</i> species (Isoptera: Termitidae), by R. M. C. WILLIAMS	203
Nouvelles de l'Union	219

Numéro III

La question de la sensibilité des Abeilles à l'ultra-violet, par E. HEINTZ.....	223
Observations on the nests of initial colonies of <i>Neotermes tectonae</i> Damm. in teak trees, by L. G. E. KALSHOVEN.....	231
The single strain of the egyptian Honeybee, <i>Apis mellifica fasciata</i> Latr., by Dr. AHMAD-H. KASCHEF.....	243
Les nids de <i>Globitermes sulphureus</i> Haviland au Cambodge, par Ch. NOIROT.....	259
The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the Ant <i>Myrmica</i> , by J. S. WEIR	271
Colony development in <i>Cubitermes ugandensis</i> Fuller (Isoptera: Termitidae), by R. M. C. WILLIAMS B. Sc.....	291

Numéro IV

La construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , III, par R. CHAUVIN.....	307
The sensory physiology and behaviour of the Honeybee Louse <i>Braula coeca</i> Nitzsch (Diptera, Braulidae), by Dr. AHMAD-H. KASCHEF.....	313
Analyses de sols et matériaux de termitières au Congo Belge, par M. MALDAGUE.....	343
A revision of Ecitophilous Diapriid-genus <i>Mimopria</i> Holmgren (Hym, Proctotrupoidea), par L. MASNER.....	361
Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hyménoptère Formicoidea) par C. TOROSSIAN.....	369
Changes in the retro-cerebral endocrine system of larvae of <i>Myrmica</i> , and their relation to larval growth and development, by J.-S. WEIR	375

Published in France.

Le Gérant: GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1959 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 3.195 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.

Dépôt légal 1959 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 1496.

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages (28 lignes de 67 caractères par page) dactylographiées, illustration comprise.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées **SANS DÉLAI** au secrétaire : G. Richard, Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, RENNES (I-et-V.) — France.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° *partie* (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2° partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 19 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V°). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI°).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — **Ouvrages.** — Franklin PIERRE: *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune..... 32 NF.

III. — **Colloques internationaux.** — XXXIII : *Écologie*..... 27 NF.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*..... 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII°). C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

SOMMAIRE

La construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , III, par R. CHAUVIN	307
The sensory physiology and behaviour of the Honeybee Louse <i>Braula coeca</i> Nitzsch (Diptera, Braulidae), by AHMAD-H. KASCHEF	313
Analyses de sols et matériaux de termitières du Congo Belge, par M. MALDAGUE	343
A revision of Ecitophilous Diapriid-genus <i>Mirmopria</i> Holmgren (Hym., Proctotrupoidea), par L. MASNER.	361
Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hyménoptère- Formicoidea), par C. TOROSSIAN	369
Changes in the retro-cerebral endocrine system of larvae of <i>Myrmica</i> , and their relation to larval growth and development, by J. S. WEIR.....	375